



Etude stratigraphique et paléontologique de la famille des Pulchelliidae (Ammonoidea, Ammonitina, Endemocerataceae)

Jean Vermeulen

► To cite this version:

Jean Vermeulen. Etude stratigraphique et paléontologique de la famille des Pulchelliidae (Ammonoidea, Ammonitina, Endemocerataceae). Géologie appliquée. Université Joseph-Fourier - Grenoble I, 2002. tel-00546066

HAL Id: tel-00546066

<https://theses.hal.science/tel-00546066>

Submitted on 13 Dec 2010

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



UNIVERSITÉ
JOSEPH FOURIER
SCIENCES TECHNOLOGIE MÉTIERS

ISSN 0993-796X

GÉOLOGIE ALPINE

ÉDITÉ PAR LE LABORATOIRE DE GÉOLOGIE
DE L'UNIVERSITÉ I DE GRENOBLE

(Laboratoire de Géodynamique des Chaînes Alpines)

MÉMOIRE H. S. N° 4 2

ÉTUDE STRATIGRAPHIQUE ET PALÉONTOLOGIQUE DE LA FAMILLE
DES PULCHELLIIDAE (AMMONOIDEA, AMMONITINA, ENDEMOCERATACEAE)

Jean Vermeulen



2002

GÉOLOGIE ALPINE

ÉDITÉ PAR LE LABORATOIRE DE GÉOLOGIE
DE L'UNIVERSITÉ I DE GRENOBLE
(Laboratoire de Géodynamique des Chaînes Alpines)

MÉMOIRE H. S. N° 4 2

ÉTUDE STRATIGRAPHIQUE ET PALÉONTOLOGIQUE DE LA FAMILLE
DES PULCHELLIIDAE (AMMONOIDEA, AMMONITINA, ENDEMOCERATACEAE)

Jean Vermeulen



2002



Jean Vermeulen à Grenoble, le 5 Juillet 2002.

Couverture : l'Hauterivien supérieur *pro parte* de la coupe du Collet des Boules
(cliché H. Arnaud).

ÉTUDE STRATIGRAPHIQUE ET PALÉONTOLOGIQUE DE LA FAMILLE DES PULCHELLIIDAE (AMMONOIDEA, AMMONITINA, ENDEMOCERATACEAE)

par Jean VERMEULEN *

RÉSUMÉ.— L'étude de la famille des PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 emend. est basée sur la récolte de plus de 1500 spécimens dont près d'un millier ont été récoltés banc par banc et sont répertoriés dans notre collection.

Après avoir indiqué sommairement les caractéristiques paléogéographiques et les localisations des sites étudiés, sur le terrain ou par des collections anciennes, nous établissons le cadre biostratigraphique au sein duquel se situe notre étude.

L'étude biostratigraphique est abordée par la discussion des critères fondamentaux qui permettent de sélectionner les espèces-index. La quasi-totalité des espèces-index choisies ont été révisées et elles sont donc facilement identifiables. Nous discutons de deux critères peu considérés jusqu'à présent par les auteurs : la variation de fréquence des espèces-index entre le bassin et la plate-forme, et l'écart stratigraphique potentiel ou réel existant entre l'apparition épibolienne et l'apparition réelle d'une espèce-index. Nous justifions largement nos choix des espèces-index, ainsi que les rejets de certaines espèces choisies comme index zonales par d'autres auteurs ou par le Lower Cretaceous Ammonite Working Group (L.C.A.W.G.) ; cette partie justificative n'existe pas ou tient très peu de place dans tous les travaux antérieurs.

Les zones et les sous-zones que nous définissons sont du même type que celles utilisées par les autres auteurs ; elles se succèdent stratigraphiquement en zones d'intervalles agencées selon un mode de relais. Les sept propositions suivantes sont faites afin que soient établies les bases d'une biostratigraphie globale raisonnée :

- il serait souhaitable que, pour le banc basal de chaque zone, les ammonitologues précisent le nombre de spécimens récoltés, ainsi que la fréquence relative de l'espèce-index au sein de l'ammonitofaune associée ;
- la position stratigraphique de la fin de l'épibole de l'espèce mère de l'index devrait être précisée, si bien sûr elle est connue. Cette proposition est étayée par nos propos du chapitre 2, § 1.4 ;
- dans le cas de recherches effectuées en domaines de plate-forme et de bassin, les indications des propositions 1 et 2 devraient être séparées ;
- dans le cas des espèces-index débordant dans la zone sus-jacente, la fréquence relative de l'ancien index par rapport au nouvel index devrait également être précisée ;
- le choix d'une nouvelle espèce-index devrait être accompagné, ou suivi à court terme (un an au plus) d'une révision paléontologique exhaustive de cette espèce ;
- chaque zone, ou sous-zone, doit être caractérisée à partir d'une ou plusieurs coupes référentielles parmi lesquelles est choisie une coupe-type ayant valeur de stratotype de la zone, ou de la sous-zone, considérée, comme nous le proposons, dans la mesure du possible, dans notre zonation de l'Hauterivien supérieur et du Barrémien ;
- une même conception de l'espèce-index par les auteurs, accompagnée également d'une connaissance exhaustive de la faune associée à l'index dans le banc basal de la zone qu'il caractérise peut permettre de proposer, notamment dans la coupe-type de cette zone, le positionnement d'un clou d'or.

Il a également été nécessaire de préciser le nouveau type de biohorizons utilisés ici, les strates-horizons, ou horizons-strates, avant d'aborder la description de la biozonation ammonitique que nous proposons ; conformément à la définition du Guide Stratigraphique International (Hedberg *et al.*, 1979, p. 66, 67) nous précisons la définition de la strate-horizon :

- une strate-horizon d'apparition (SHA) est un banc, ou sous-banc, dans lequel apparaît une espèce ayant statut d'index de cet horizon et, réellement ou potentiellement, d'une sous-zone ou d'une zone.

* Grand'Rue. 04330 Barrême, France.

Mémoire préparé à l'Université Joseph Fourier de Grenoble (Laboratoire de Géodynamique des Chaînes Alpines) et soutenu le 5 Juillet 2002 pour l'obtention d'une Habilitation à Diriger les Recherches, devant la commission d'examen :

H. ARNAUD, Professeur à l'Université Joseph Fourier de Grenoble, examinateur
M. COMPANY, Professeur à l'Université de Grenade, Espagne, rapporteur
G. MASCLE, Professeur à l'Université Joseph Fourier, rapporteur
J. REY, Professeur à l'Université Paul Sabatier (Toulouse), rapporteur
J. THIERRY, Professeur à l'Université de Bourgogne (Dijon), examinateur

- une strate-horizon de maximum d'abondance (SHMA) est un banc, ou sous-banc dans lequel une espèce utilisée comme espèce-index d'horizon et, réellement ou potentiellement, comme espèce-index de sous-zone ou de zone, présente son maximum de fréquence. Ce type de strate-horizon peut jouer un rôle très important dans les corrélations plate-forme-bassin.

Une strate-horizon a vocation de biochronohorizon.

La partie descriptive de la biozonation est réalisée à partir de coupes levées dans le Sud-Est de la France. La coupe stratotypique d'Angles, Alpes de Haute-Provence, a été particulièrement exploitée et une colonne lithologique très précise est figurée, zone par zone, du banc n° 3/041 au banc n° 165/041, au fur et à mesure de l'avancement de nos propos.

Dans l'Hauterivien supérieur, nous distinguons les Zones à *Subsaynella sayni*, *Plesiospitidiscus ligatus*, *Balearites balearis*, *Spathicrioceras angulicostatum* et *Pseudothurmannia mortilleti*. La Zone à *Pseudothurmannia mortilleti* est divisée en deux sous-zones, la Sous-Zone inférieure à *Pseudothurmannia mortilleti* et la Sous-Zone supérieure à *Pseudothurmannia picteti*. La position phylogénétique de *Pseudothurmannia angulicostata*, générotype de *Pseudothurmannia*, fait que les genres *Spathicrioceras* et *Pseudothurmannia* sont taxinomiquement très proches. En conséquence, les espèces de l'Hauterivien terminal, classées antérieurement dans le genre *Pseudothurmannia*, doivent y être maintenues dans l'attente d'une révision paléontologique moderne de ces deux genres. Nous caractérisons sommairement les principales espèces de ces deux genres. Les biochronohorizons basaux des différentes zones sont caractérisés et positionnés dans les différentes colonnes lithologiques figurées. L'ammonitofaune de chaque unité stratigraphique et de chaque biohorizon est précisée.

Dans le Barrémien inférieur, l'ex-Zone à *Taveraidiscus hugii* est remplacée par la Sous-Zone à *Avramidiscus kiliani* et les deux autres ex-Zones à *Psilotissotia mazuca* et à *Psilotissotia colombiana* sont ramenées au rang de sous-zones. Ces trois sous-zones constituent la nouvelle Zone à *Avramidiscus kiliani*. La Zone à *Kotetishvilia nicklesi* est celle que nous avons utilisée dans nos travaux antérieurs et l'Horizon à *Almohadites camelinus* en caractérise la partie sommitale. La Zone à *Nicklesia pulchella* est celle que nous avons utilisée antérieurement, à l'exception de l'Horizon à *Metahoplites fallax* et *Metahoplites nodosus* et des bancs sus-jacents, six dans le stratotype d'Angles, qui appartiennent maintenant à la Zone à *Kotetishvilia compressissima* ; cette dernière est divisée en deux sous-zones, la Sous-Zone à *Kotetishvilia compressissima* et la Sous-Zone à *Subtorcapella defayi*. Dans la Sous-Zone à *Kotetishvilia compressissima*, nous positionnons l'Horizon basal (SHA) à *Metahoplites fallax* et *Metahoplites nodosus*, récemment translaté, la SHMA de *Kotetishvilia compressissima*, l'Horizon (SHA) à *Holcodiscus caillaudianus* et l'Horizon (SHMA) à *Heinzia communis*. L'Horizon (SHA) à *Subtorcapella defayi* marque la base de la Sous-Zone supérieure à *Subtorcapella defayi*. La Zone à *Coronites darsi* est celle que nous avons utilisée antérieurement [Vermeulen, 1997 a, p. 104], à l'exception des bancs du Barrémien supérieur qui y était rattachés alors ; elle contient les Horizons à *Coronites darsi* (SHA), à *Curiolia heinzi* (SHMA), à *Heinzia caicedi* (SHMA) et à *Macroscephites tirolensis* (SHA), définis antérieurement [Vermeulen, 1997 a ; 1998 b], et sa partie terminale est caractérisée par le nouvel Horizon (SHA) à *Heinzia hispanica*.

Dans la partie étudiée du Barrémien supérieur nous utilisons les Zones à *Holcodiscus uhligi*, à *Heinzia sayni* et à *Gerhardtia sartousiana*. La nouvelle zone basale du Barrémien supérieur est caractérisée par *Holcodiscus uhligi* ; c'est cette espèce qui actuellement marque le mieux la limite Barrémien inférieur-Barrémien supérieur. Dans la Zone à *Heinzia sayni*, nous distinguons les Horizons à *Heinzia sayni* (SHA), à *Barrancyloceras barremense* (SHA) et à *Camereiceras limentinus* (SHMA). L'Horizon à *Heinzia sayni* marque la base de cette zone et l'Horizon à *Camereiceras limentinus* est localisé à son sommet alors qu'il avait été antérieurement placé au hasard (G. Delanoy, communication verbale) au milieu de la Zone sus-jacente. La Zone à *Gerhardtia sartousiana* est divisée en deux sous-zones, la Sous-Zone inférieure à *Gerhardtia sartousiana* et la Sous-Zone supérieure à *Gerhardtia provincialis*. L'Horizon à *Gerhardtia sartousiana* (SHA épibolienne) marque la base de la zone et de la sous-zone de mêmes noms ; l'Horizon (SHA) à *Gerhardtia provincialis*, anciennement nommé Horizon à *Gerhardtia sartousiana* et morphes primitifs de *Gerhardtia provincialis*, caractérise la base de la Sous-Zone à *Gerhardtia provincialis* et l'Horizon (SHMA) à *Gerhardtia provincialis* se situe vers le milieu de la sous-zone de même nom. Nous avons arrêté notre étude avec l'apparition de *Hemihoplites feraudianus*.

La précision de nos récoltes permet des corrélations fiables entre les coupes de la plate-forme et celles du bassin.

La partie paléontologique de ce mémoire est précédée d'un historique à orientation paléontologique fortement dominante ; ceci s'explique par l'extrême rareté des travaux stratigraphiques précis et fiables, réalisés avant le début de nos recherches qui ont débuté en 1968.

Quatre périodes historiques sont distinguées :

- une période, de 1838 à 1889, qui correspond aux publications des données paléontologiques premières ;
- une période, de 1890 à 1923, où se mettent en place les structurations taxinomiques de rang générique de la famille ;
- une période colombienne, de 1924 à 1960, dominée par les études sur les PULCHELLIIDAE de Colombie, Amérique du Sud, dont la partie finale est marquée par le travail de H. Bürgl qui contient de nombreuses données stratigraphiques et phylogénétiques fiables ;
- une période européenne, de 1961 à 2000, où des publications assez nombreuses sont réalisées dans les pays est-européens et pendant laquelle nous avons publié une partie de nos résultats paléontologiques et biostratigraphiques sur la famille des PULCHELLIIDAE.

L'étude paléontologique proprement dite débute par la description des régions morphologiques de la coquille des PULCHELLIIDAE. Le dos, par rapport à l'axe d'enroulement, est la partie la plus interne de la coquille et il s'allonge dans le sens longitudinal ; sa largeur correspond à celle du lobe dorsal. Dans la pratique, le dos est le plus souvent défini par la partie correspondant au dos « sutural » à laquelle s'ajoute la partie la plus interne des flancs, ou partie involutive. Le ventre, par rapport à l'axe d'enroulement, est la partie la plus externe de la coquille et la plus longue dans le sens longitudinal. Dans un sens strict de définition, sa largeur correspond à celle du lobe ventral ; dans la pratique, le ventre est une région distale par rapport à l'axe d'enroulement, délimitée latéralement soit par des ornements particuliers, soit par une variation plus ou moins brusque de la courbure de la coquille. La région siphonale est définie par une surface longitudinale, située au milieu du ventre, au-dessus du

siphon, dont la largeur est égale ou légèrement supérieure à celle du diamètre du sillon siphonal, ou bien par une surface longitudinale étroite, située au milieu du ventre, dont les caractères ornementaux sont différents de ceux des côtés du ventre. Les flancs sont constitués, du dos vers le ventre :

- d'une partie involutive recouvrant partiellement les flancs des tours précédents [= dorsolateral area in Arkell *et al.*, 1957; 1968] ;
- d'une paroi péri-ombilicale [= umbilical area in Arkell *et al.*, 1957 ; 1968], plus ou moins inclinée, souvent abrupte, limitée à sa base par la suture ombilicale et à son sommet par un coude plus ou moins anguleux ou par des renflements des côtes ;
- des flancs au sens strict, qui sont définis, sur chaque côté de la coquille, par la surface de la coquille comprise entre la limite supérieure de la paroi péri-ombilicale et la limite latérale du ventre.

La partie la plus distale des flancs par rapport à l'axe d'enroulement des coquilles, et jouxtant le ventre, est nommée région latéro-ventrale ou région latéro-externe. L'ombilic est la partie des tours située à l'intérieur du périmètre défini par la suture ombilicale du dernier tour.

Le développement ontogénique est divisé en six stades ; les deux premiers, la protoconche et le stade ammonitelle, n'ont pas été observés et les quatre autres sont :

- un stade cloisonné non orné, suivant le stade ammonitelle, nommé stade juvénile lisse ;
- un stade cloisonné, nommé stade juvénile costulé, pendant lequel l'ornementation s'organise plus ou moins rapidement ;
- un stade non cloisonné pendant lequel l'ornementation est dans son maximum d'expression, qui est nommé stade adulte ;
- un stade où l'ornementation s'atténue, voire disparaît, qui est nommé stade adulte tardif.

Les caractères morphologiques des PULCHELLIIDAE sont ensuite décrits genre par genre et les particularités de quelques espèces sont mises en évidence.

La notion d'espèce est abordée en fonction de résultats d'études statistiques. Les espèces sont conçues comme des entités phénovariantes au sein desquelles l'existence des trois morphotypes fondamentaux, robuste, gracile et plat, est commune. L'appréhension des espèces est aussi discutée en fonction de leur représentation quantitative qui permet de distinguer quatre cas :

- le cas des espèces quantitativement importantes, représentées par 50 spécimens au moins ;
- le cas des espèces quantitativement peu importantes, représentées par moins de 10 spécimens ;
- le cas intermédiaire entre les deux cas précédents, où les espèces sont représentées par quelques dizaines de spécimens ;
- le cas des espèces peu ornées chez lesquelles la représentation quantitative influe peu sur leur acception.

L'étude systématique confirme la tripartition de la famille en BUERGLICERATINAE VERMEULEN, 1995, PSILOTISSOTIINAE VERMEULEN, 1995 et PULCHELLIINAE DOUVILLÉ, 1911 emend.

Dans les BUERGLICERATINAE sont classés les genres *Subsaynella*, *Thieuloyceras*, *Discoidellia* et *Buergliceras*. Dans le genre *Subsaynella* sont révisées les espèces *Subsaynella sayni*, *Subsaynella begudensis*, *Subsaynella mimica* tandis que *Subsaynella subcarinata* est créée. Dans le genre *Thieuloyceras*, *Thieuloyceras autrani* est révisée. Dans le genre *Discoidellia*, les espèces *Discoidellia pouponi*, *Discoidellia couratieri*, *Discoidellia favrei* et *Discoidellia mariolae* sont révisées ; *Discoidellia gabyi* et *Discoidellia cocentainensis* sont créées. Dans le genre *Buergliceras*, *Buergliceras buerglii*, *Buergliceras maxima* et *Buergliceras apenninica* sont révisées ; ? *Buergliceras masylaeus*, dont la description et les figurations sont contradictoires, est un *nomen nudum*.

Les parentés, entre les genres *Subsaynella* et *Discoidellia* d'une part, et entre les genres *Discoidellia* et *Buergliceras* d'autre part, sont confirmées. L'origine et la phylogénèse des BUERGLICERATINAE impliquent une exclusion des PULCHELLIIDAE de la super famille des DESMOCERATACEAE. Nous classons cette famille dans les ENDEMOCERATACEAE et nous considérons les PULCHELLIACEAE comme une entité synonyme des PULCHELLIIDAE.

Dans les PSILOTISSOTIINAE nous classons les genres *Psilotissotia*, *Subpulchellia*, *Arnaudiella* et *Kotetishvilia*. Dans le genre *Psilotissotia*, les espèces *Psilotissotia mazuca* et *Psilotissotia colombiana* sont révisées. Dans le genre *Subpulchellia*, les espèces *Subpulchellia oehlerti* et *Subpulchellia argoti* sont révisées. Dans le genre *Arnaudiella* nous révisons les espèces *Arnaudiella bertrandi*, *Arnaudiella anglesensis*, *Arnaudiella wiedmanni* et *Arnaudiella schlumbergeri*. Dans le genre *Kotetishvilia*, nous révisons les espèces *Kotetishvilia nicklesi*, *Kotetishvilia leroi*, *Kotetishvilia compressissima*, *Kotetishvilia changarnieri*, *Kotetishvilia armenica*, *Kotetishvilia fischeuri*, *Kotetishvilia sauvageau* et *Kotetishvilia brevicostata* ; *Kotetishvilia primitiva* sp. nov. est créée ; *Kotetishvilia dutruegi* est un *nomen nudum*. Le genre *Arnaudiella* est caractérisé par un processus phylogénétique réalisant des côtes ventrales noduleuses latéralement, à partir de côtes régulièrement arrondies. Le genre *Kotetishvilia* est caractérisé par un processus phylogénétique global qui, à partir d'espèces à région ventrale crénelée ou ondulée, réalise des espèces à région ventrale bicarénée et lisse longitudinalement.

Dans les PULCHELLIINAE, nous classons les genres *Nicklesia*, *Coronites*, *Curiolia*, *Memmiella*, *Heinzia*, *Pulchellia* et *Gerhardtia*, qui, comme les autres genres de la famille, sont conçus à partir de données biostratigraphiques, phénétiques et phylogénétiques. Dans cette sous-famille, nous révisons les espèces *Nicklesia pulchella*, *Nicklesia didayana*, *Coronites darsi*, *Coronites ? danremonti*, *Coronites coronatoides*, *Memmiella crevolai*, *Memmiella subcaicedi*, *Curiolia heinzi*, *Curiolia salomoni*, *Curiolia garroni*, *Heinzia communis*, *Heinzia caicedi*, *Heinzia hispanica*, *Heinzia sayni*, *Heinzia cf. hoplitiformis*, *Pulchellia galeata*, *Gerhardtia galeatoides*, *Gerhardtia sartousiana* et *Gerhardtia provincialis*. Un nouveau tableau de l'évolution phylétique des PULCHELLIINAE est établi ; il prend en compte la possibilité de migration des espèces du genre *Gerhardtia*, à partir de populations du domaine andin, vers le domaine méditerranéen. En conclusion, nous établissons un tableau de l'évolution de toute la famille des PULCHELLIIDAE, au rang générique.

MOTS-CLÉS.– Paléontologie, Biostratigraphie, AMMONOIDEA, AMMONITINA, PULCHELLIIDAE, Téthys méditerranéenne.

THE FAMILY PULCHELLIIDAE (AMMONOIDEA, AMMONITINA, ENDEMOCERATACEAE) : STRATIGRAPHY AND PALEONTOLOGY

ABSTRACT.— The study of the family PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ 1890 *emend.* is based on more than 1500 specimens among which more or less 1000 were bed to bed collected and are now listed in our collection.

A short introduction presents the paleogeographic features and location of study sections. Then, the biostratigraphic framework of this study is established.

The biostratigraphic study starts with a fundamental discussion of the main criteria, allowing us to select the index-species. Actually, most of the selected index-species having been revised are now easily identifiable. Two criteria rarely considered by the previous authors until now are herein discussed: i) the abundance change of the index-species between the basin and platform, and ii) the stratigraphic shift, potential or real, existing between the epibolian appearance and real appearance of an index-species.

In this study, the proposed selection of the index-species is carefully justified, while some of the species previously selected as index-species by other authors or the Lower Cretaceous Ammonite Working Group (L.C.A.W.G.) were rejected.

This study is therefore an important contribution owing to the general lack of the discussion aspect in all the previous papers.

In agreement with previous definitions, zones and subzones correspond to interval zones that follow each other in stratigraphic succession, according to a relay mode.

The following seven suggestions establish the basis of an argued global biostratigraphy:

- for the bottom bed of each zone, the ammonite specialists have to specify precisely the number of collected specimens as well as the relative frequency of the index-species within the associated ammonite fauna ;
- the stratigraphic position of the epibole top of the index-species mother should be mentioned when it is possible. This suggestion is developed in a following subsection (chapter 2, § 1.4);
- when researches are done both in the basin and platform domains, the two previous suggestions should be separated;
- when an index-species is also present within the overlying zone, the relative frequency of this species has to be specified in comparison with the new index-species of the overlying zone;
- the choice of a new index-species should be accompanied by an exhaustive paleontologic review;
- each zone or subzone should be characterized by one or several referential sections amongst them a type-section is selected, which is then defined as the stratotype of this zone or subzone. The example of the biozonation determined for the Upper Hauterivian and Barremian is described later on, in a following section.
- a common understanding of an index-species by the different authors, coupled with an exhaustive knowledge of the fauna associated with the index-species in the bottom bed of the characterized zone, allows then to place a golden spike, in particular in the type-section of this zone.

Before describing the ammonitic biozonation as suggested previously, it is first necessary to clarify the new type of biohorizons used herein: the strata-horizons, or horizon-strata. In agreement with the International Guidebook of Stratigraphy [Hedberg *et al.*, 1979, p. 66, 67] the stratum-horizon is defined as follows:

- a stratum-horizon of appearance (SHA) is a bed, or a part of a bed, in which appears a species defined as the index-species of this horizon (this index-species is also, really or potentially, the species-index of a subzone or a zone);
- a stratum-horizon of maximum of abundance, or affluence (SHMA), is a bed, or a part of a bed, in which a species, used as horizon index-species, and really or potentially, as index-species of a subzone or a zone, arises with his frequency maxima. This type of stratum-horizon could play a major part in platform-basin correlations.

A stratum-horizon is designed to be a biochronohorizon.

The descriptive part of the biozonation is based on sections recorded in the South-East of France. The stratotypical section of Angles, Alpes de Haute-Provence, was particularly exploited by representing closely the associated lithologic column, zone by zone, from bed n° 3/041 to bed n° 165/041.

In the Upper Hauterivian, the *Subsaynella sayni* Zone, the *Plesiospitidiscus ligatus* Zone, the *Balearites balearis* Zone, the *Spathicrioceras angulicostatum* Zone and the *Pseudothurmannia mortilleti* Zone are distinguished. The *Pseudothurmannia mortilleti* Zone is divided up into two subzones, the *Pseudothurmannia mortilleti* Subzone at the base and the *Pseudothurmannia mortilleti* Subzone at the top.

The phylogenetic position of *Pseudothurmannia angulicostata*, which is the type-species of the genus *Pseudothurmannia*, involves the taxinomic closeness between the genera *Spathicrioceras* and *Pseudothurmannia*. Consequently, the late Hauterivian species, previously classified into the genus *Pseudothurmannia*, must be therein maintained, until a modern paleontologic revaluation of these two genera whose the main species is briefly characterized in the Chapter 2, § 4.4.

The biochronohorizons lying at the bottom of the different zones are characterized and located on the different lithologic columns. The main ammonite fauna of each stratigraphic unit, and of each biohorizon, is precisely specified.

In the Lower Barremian, the *Avramidiscus kiliani* Subzone replaces the previous *Taveraidiscus hugii* Zone and the two others *Psilotissotia mazuca* and *Psilotissotia colombiana* previous Zones are both put down as Subzones. These three subzones form the new *Avramidiscus kiliani* Zone. The *Kotetishvilia nicklesi* Zone is the one already used in my previous works and the *Almohadites*

camelinus Horizon characterizes its top. The *Nicklesia pulchella* Zone is the one previously used, except for the *Metahoplites fallax* Horizon, *Metahoplites nodosus* Horizon and the overlying beds – specifically six for the Angles stratotypic section –, which now belong to the *Kotetishvilia compressissima* Zone. The *Kotetishvilia compressissima* Zone is divided up into two subzones, the *Kotetishvilia compressissima* Subzone and the *Subtorcapella defayi* Subzone. The lowest *Metahoplites fallax*, the recently relocated *Metahoplites nodosus* Horizon (SHA), the SHMA of *Kotetishvilia compressissima*, the *Holcodiscus caillaudianus* Horizon (SHA) and the *Heinzia communis* Horizon (SHMA) are now located in the *Kotetishvilia compressissima* Subzone. The *Subtorcapella defayi* Horizon (SHA) marks the lower limit of the upper *Subtorcapella defayi* Subzone. The *Coronites darsi* Zone that is the one previously used [Vermeulen, 1997 a, p. 104], except the beds of the upper Barremian; it contains the *Coronites darsi* Horizon (SHA), the *Curiolia heinzi* Horizon (SHMA), the *Heinzia caicedi* Horizon (SHMA) and the *Macroscaphites tirolensis* Horizon (SHA), previously defined [Vermeulen, 1997 a ; 1998 b], and its top part is characterized by the new *Heinzia hispanica* Horizon (SHA).

In the studied part of the Upper Barremian, the *Holcodiscus uhligi* Zone, the *Heinzia sayni* Zone and the *Gerhardtia sartousiana* Zone are used. The new lower zone of the Upper Barremian is characterized by *Holcodiscus uhligi* whose appearance corresponds to the best mark of the lower Barremian - upper Barremian boundary. In the *Heinzia sayni* Zone, three horizons are distinguished: the *Heinzia sayni* Horizon (SHA), the *Barrancyceras barremense* Horizon (SHA) and the *Camereiceras limentinus* Horizon (SHMA). The *Heinzia sayni* Horizon marks the lower limit of this zone and the *Camereiceras limentinus* Horizon is located at its top whereas this last one was previously located randomly in the middle of the overlying zone (G. Delanoy, oral information). The *Gerhardtia sartousiana* Zone is divided up into two subzones, the Lower *Gerhardtia sartousiana* Subzone and the Upper *Gerhardtia provincialis* Subzone. The *Gerhardtia sartousiana* Horizon (epibolian SHA) marks the lower limit of this zone and of the same-named zone and subzone; the *Gerhardtia provincialis* Horizon (SHA), previously named « *Gerhardtia sartousiana* and primitive morphological forms of *Gerhardtia provincialis* Horizon », characterizes the lowest part of the *Gerhardtia provincialis* Subzone while the *Gerhardtia provincialis* Horizon (SHMA) is located in the middle part of the same subzone.

Our researches ended with the appearance of *Hemihoplites feraudianus*.

The bed-to-bed sampling of more than one thousand ammonites allows us to establish reliable correlations between platform and basin sections.

The paleontologic part of this work starts with an historical review of dominant paleontologic orientation due to the general lack of precise and reliable stratigraphic works until the beginning of my researches in 1968.

Four periods are distinguished:

- the 1838-1889 period, which corresponds to the publication of the original paleontologic data;
- the 1890-1923 period, during which the generic taxinomic structures appear;
- the 1924-1960 « Colombian period » characterized by studies on the PULCHELLIIDAE of Colombia, South America, with the H. Bürgl's work containing numerous reliable phylogenetic and stratigraphic data during the last decade;
- the 1961-2000 « European period », when numerous papers were published in the East European countries while I published in France a large part of my paleontologic and biostratigraphic results regarding the family PULCHELLIIDAE.

The paleontologic study, *stricto sensu*, starts with the description of the morphological areas of the shell of the PULCHELLIIDAE. The back, in comparison with the axis of coiling, is the most internal part of the shell. The back becomes longer in the longitudinal direction, and its width corresponds with those of the dorsal lobe. Generally, the back is defined by both the part of the shell corresponding to the « sutural » back and the most internal part of the flanks, or covering part. The venter, in comparison with the axis of coiling, is the most external part of the shell and the longest part in the longitudinal direction. According to the strict definition, the ventral width corresponds to the width of the ventral lobe. In practice, the venter is the most distant area from the axis of coiling and it is laterally delimited either by particular ornaments or by a more or less clear variation in the shell curvature. The siphonal area is defined by a longitudinal area located in the middle of the venter, above the siphuncle, with an equal or slightly greater width than the siphuncle diameter or by a narrow longitudinal area with different ornamental characters in comparison to those of the sides of the venter. From the back to the venter, on each side of the shell, the flank consists of:

- an area partially covering the flank of the previous whorls [= dorsolateral area in Arkell *et al.*, 1957; 1968];
- a circum-umbilical wall [= umbilical area in Arkell *et al.*, 1957; 1968], more or less sloping, often abrupt, limited by the umbilical suture at its base and at its top by either a more or less angular bend, or the rib bulges;
- the flank, *stricto sensu*, which is defined by the area lying between the top of the circum-umbilical wall and the lateral limit of the venter.

In comparison to the axis of coiling, the most distant part of the flanks that is adjacent to the venter, is named external side area.

The umbilic is the part of the whorls that is lying within the perimeter delimited by the umbilical suture.

The ontogenical development is divided up into six stages; the first, protoconch, and the second, so-called « ammonitelle », were unobserved. The four others stages are:

- a septated stage, following the ammonitelle stage, and named smooth young stage;
- a septated stage, named ribbed young stage, in which the ornamentation organization occurs more or less rapidly;
- a nonseptated stage, named mature stage, in which the ornamentation shows its maximum of expression;
- a stage, named late mature stage, with a ornamentation softening or sometimes a complete disappearance.

In the second part of this paleontologic study, the morphological features of the PULCHELLIIDAE are described, genus -by-genus, and the particularities of some species are also clearly specified.

Based on the results of the statistical studies, the species concept is defined. Species are defined as entity with morphological variations, which usually correspond to the three fundamental morphotypes i.e. strong, slender or flat. The understanding of the species is also discussed according to their quantitative expression, which allows us to distinguish four cases:

- species represented by numerous specimens i.e. at least 50;
- species represented by a little number of specimens i.e. less than 10;
- species represented by few tens of specimens, this case represents an intermediary case between the two previous ones;
- species with no or poor ornamentation, the quantitative expression of these species having only a little influence on their understanding.

The systematic study confirms the partition of the family in three subfamilies, the BUERGLICERATINAE VERMEULEN 1995, the PSILOTISSOTINAE VERMEULEN, 1995 and the PULCHELLIINAE DOUVILLÉ, 1911 *emend.*

The following *Subsaynella*, *Thieuloyceras*, *Discoidellia* and *Buergliceras* genera are classified into the BUERGLICERATINAE. In the genus *Subsaynella*, the species *Subsaynella sayni*, *Subsaynella begudensis*, *Subsaynella mimica* are revised and *Subsaynella subcarinata* sp. nov. is created. In the genus *Thieuloyceras*, *Thieuloyceras autrani* is revised. In the genus *Discoidellia*, the species *Discoidellia pouponi*, *Discoidellia couratieri*, *Discoidellia favrei* and *Discoidellia mariolae* are revised; *Discoidellia gabyi* and *Discoidellia cocentainensis* are created. In the genus *Buergliceras*, *Buergliceras buerglii*, *Buergliceras maxima* and *Buergliceras apenninica* are revised and ? *Buergliceras masylaeus* is a *nomen nudum* since the original description contradicts the figuration. The relationships *Subsaynella* - *Discoidellia* on the one hand, and *Discoidellia* - *Buergliceras* on the other hand, are confirmed. For the PULCHELLIIDAE, the origin and the phyletic evolution of the BUERGLICERATINAE imply the exclusion from the super-family DESMOCERATACEAE. The PULCHELLIIDAE are now classified into the ENDEMOCERATACEAE. This change leads me to consider the PULCHELLIACEAE as a synonymous entity of the PULCHELLIIDAE.

The following genera *Psilotissotia*, *Subpulchellia*, *Arnaudiella* and *Kotetishvilia* are now placed into the PSILOTISSOTINAE subfamily. Genus *Psilotissotia*: the species *Psilotissotia mazuca* and *Psilotissotia colombiana* are revised. Genus *Subpulchellia*: *Subpulchellia oehlerti* and *Subpulchellia argoti* are revised. Genus *Arnaudiella*: species *Arnaudiella bertrandi*, *Arnaudiella anglesensis*, *Arnaudiella wiedmanni* and *Arnaudiella schlumbergeri* are revised. Genus *Kotetishvilia*: *Kotetishvilia nicklesi*, *Kotetishvilia leroyi*, *Kotetishvilia compressissima*, *Kotetishvilia changarnieri*, *Kotetishvilia armenica*, *Kotetishvilia fischeuri*, *Kotetishvilia sauvageaui* and *Kotetishvilia brevicostata* are revised ; *Kotetishvilia primitiva* sp. nov. is created and *Kotetishvilia dutrugei* is a *nomen nudum*. The genus *Arnaudiella* is characterized by a phylogenetical mode, which produces lateral nodosities on ventral ribs from the regularly rounded ventral ribs. The genus *Kotetishvilia* is characterized by an overall phylogenetical mode, which produces species with longitudinal smooth and bikeeled venter from species with crenellated venter.

The genera *Nicklesia*, *Coronites*, *Curiolia*, *Memmiella*, *Heinzia*, *Pulchellia* and *Gerhardtia* are placed into the PULCHELLIINAE subfamily. As the others genera of this family, these genera are based on phylogenetical, morphological and biostratigraphic data. In this subfamily, the species *Nicklesia pulchella*, *Nicklesia didayana*, *Coronites darsi*, *Coronites danremonti*, *Coronites coronatoides*, *Memmiella crevolai*, *Memmiella* aff. *subcaicedi*, *Curiolia heinzi*, *Curiolia ebboi*, *Curiolia garroni*, *Heinzia communis*, *Heinzia caicedi*, *Heinzia hispanica*, *Heinzia sayni*, *Heinzia* cf. *hoplitiformis*, *Pulchellia galeata*, *Gerhardtia galeatoides*, *Gerhardtia sartousiana* and *Gerhardtia provincialis* are revised. A new scheme for the phyletic evolution of the PULCHELLIINAE subfamily is established and a possible migration of populations from the andean domain to the mediterranean domain is suggested for the species belonging to the genus *Gerhardtia*.

In conclusion, a general evolution scheme of all the family PULCHELLIIDAE genera is proposed.

KEY WORDS.— Paleontology, Biostratigraphy, AMMONOIDEA, AMMONITINA, PULCHELLIIDAE, Mediterranean Tethys.

Chapitre 1

INTRODUCTION

Avant notre étude qui a débuté en 1969, les PULCHELLIDAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.* étaient considérées comme des formes rares au sein de l'ammonitofaune barrémienne. Les travaux paléontologiques antérieurs, portant sur les espèces de cette famille telle qu'elle est conçue actuellement, étaient fondés sur plusieurs types de classifications typologiques et les données stratigraphiques étaient rares, souvent peu fiables et imprécises. Nos premières observations des faunes récoltées nous ont permis de comprendre rapidement que les critères morphologiques utilisés antérieurement pour distinguer les différentes espèces, en particulier le nombre de côtes par tour, l'épaisseur relative des tours et le tracé sutural, n'étaient pas fiables car ils ne permettaient pas de classer la totalité des spécimens récoltés. Afin de mieux comprendre les limites des espèces et leurs évolutions nous avons dû construire un cadre biochronologique précis et détaillé. Pour établir les différents repères stratigraphiques, zones, sous-zones et horizons, nous avons récolté plus de 10000 spécimens d'ammonites et nous avons dû reprendre l'étude de certaines espèces anciennes, mal comprises par les auteurs. La plupart des espèces-index que nous avons choisies ont été révisées récemment ou sont bien comprises par les auteurs. Le découpage zonal de l'Hauterivien supérieur est peu modifié par rapport à la zonation proposée par le Groupe de travail sur les ammonites du Crétacé inférieur [Hoedemaeker et Rawson, 2000], seule la partie sommitale change d'index et quelques horizons supplémentaires sont créés. La zonation du Barrémien, en dehors de nos différentes études, a peu évolué de 1965 à 1990 ; pendant cette période, celle du Barrémien stratotypique n'avait en particulier que très peu été étayée par des études sur l'ammonitofaune des différentes zones proposées. Dans notre travail, les récoltes minutieuses banc par banc, le choix justifié et la révision paléontologique de la quasi-totalité des espèces-index zonales et sub-zonales permettent de construire un cadre biostratigraphique précis et fiable qui a vocation à être utilisé, bien au-delà de la région stratotypique, dans tout le domaine méditerranéen et peut-être partiellement dans le domaine andin.

C'est dans ce cadre biostratigraphique élaboré que nous étudions cinquante-deux espèces de la famille des PULCHELLIDAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.* en précisant leurs principales caractéristiques morphologiques et stratigraphiques et, si possible, leurs parentés.

Notre étude a été centrée géographiquement sur le Sud-Est de la France mais nous avons aussi effectué des recherches dans le Sud-Est de l'Espagne. Pour compléter nos recherches, nous avons également étudié des spécimens colombiens, notamment ceux conservés au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris et ceux de la collection M. Breistroffer, laquelle est conservée à l'Institut Dolomieu, de l'Université Joseph Fourier de Grenoble ainsi que des spécimens d'Afrique du Nord, en particulier ceux des collections Sayn et Joleaud, conservés à la Faculté des Sciences de Lyon.

1.— LES SITES DU SUD-EST DE LA FRANCE

Quelques visites ont été effectuées sur le site des Augustines près de Brouzet-les-Alès, dans le département du Gard et dans les environs de Nice, Alpes-Maritimes, mais l'essentiel de nos spécimens provient de sites situés dans l'Arc de Castellane. Dans la partie sud-est du bassin vocontien *sensu lato*, ces sites se répartissent paléogéographiquement dans trois domaines :

- un domaine profond, pélagique, correspondant à la partie sud-est du bassin vocontien ;
- un domaine de plate-forme ennoyée, néritique, peu profond situé au sud du domaine pélagique ;
- un domaine intermédiaire entre les deux précédents.

En regard des très nombreux affleurements hauterivo-barrémiens de cette région, les coupes levées banc par banc paraissent peu nombreuses ; nous avons en effet privilégié l'exploitation intensive de quelques coupes aux « cueillettes », mal repérées stratigraphiquement, dans de nombreuses coupes.

1.1. Caractéristiques et localisation des sites du domaine pélagique

Ces sites se caractérisent lithologiquement par des alternances marno-calcaires. Il y a une décroissance de l'épaisseur relative des niveaux marneux, de l'Hauterivien supérieur jusqu'au Barrémien inférieur, mais les bancs calcaires prédominent sur les niveaux marneux au sommet de la Zone à *Balearites balearis*, dans la Zone à *Spathicrioceras angulicostatum*, dans la

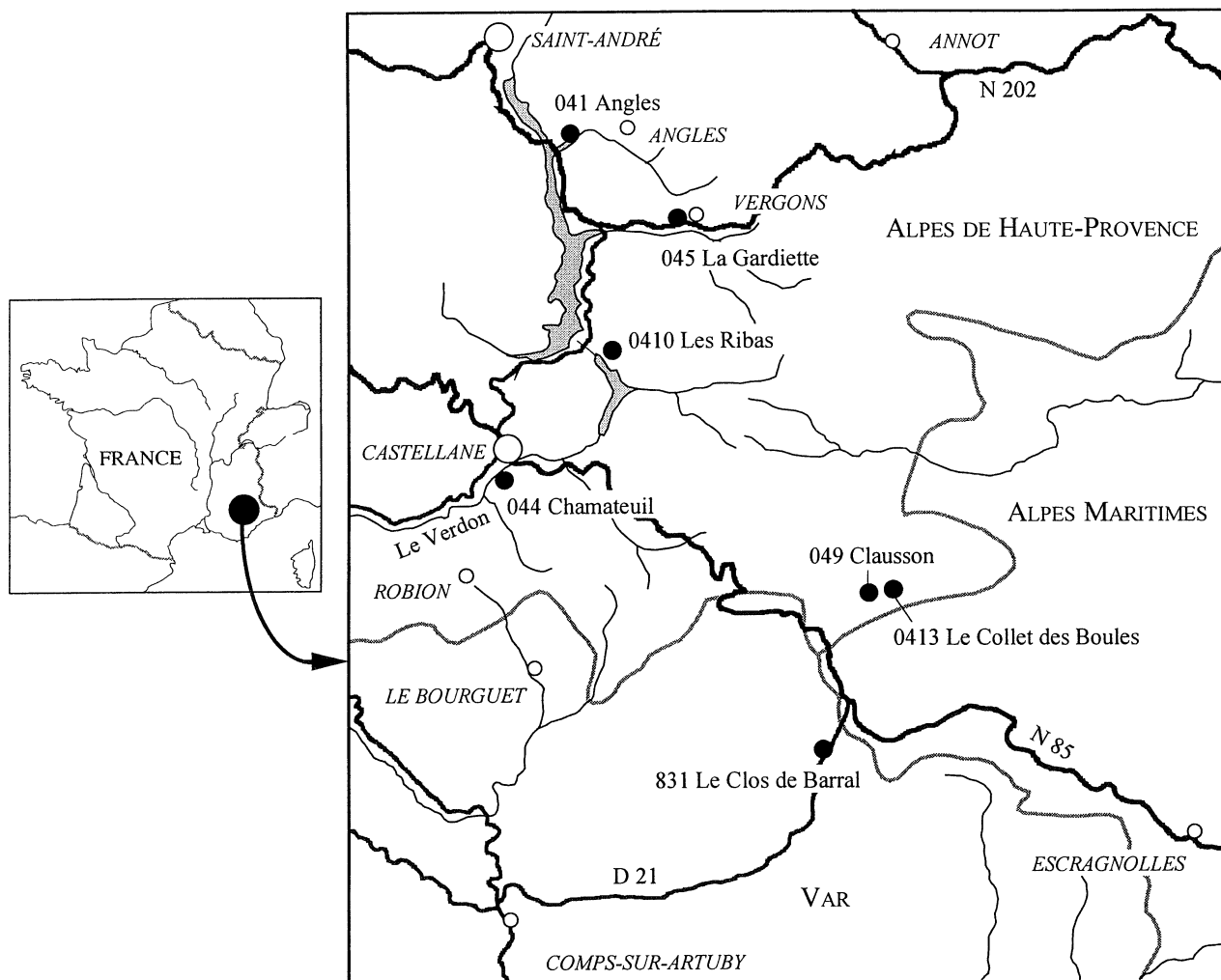


FIG. 1. – Localisation des sites étudiés dans l'Arc de Castellane (Sud-Est de la France).

Zone à *Pseudothurmannia mortilleti* et dans la partie inférieure de la Zone à *Nicklesia pulchella*. Dans le Barrémien supérieur, les niveaux marneux sont très réduits. Les spécimens récoltés dans les calcaires plus ou moins argileux de l'Hauterivien supérieur et du Barrémien inférieur se dégagent assez facilement mais ils sont d'autant plus écrasés et limoniteux que le banc qui les renferme est plus argileux ; ceux récoltés dans les calcaires plus compacts du Barrémien supérieur sont parfois très difficiles à dégager mais ils sont souvent mieux conservés que ceux de la partie inférieure de l'étage.

Les coupes levées se situent aux environs de Barrême, Angles et Castellane, dans les Alpes de Haute-Provence ; ce sont, pour l'Hauterivien supérieur, la base de la coupe n° 041 d'Angles et la coupe n° 0410 des Ribas près Demandolx, pour le Barrémien, la coupe stratotypique n° 041 d'Angles et la coupe n° 045 de l'oratoire de la Gardette près Vergons (fig. 1).

1.2. Caractéristiques et localisation des sites du domaine néritique

Dans le domaine néritique, les Zones à *Subsainella sayni* et à *Plesiospitidiscus ligatus* de l'Hauterivien supérieur sont très marneuses et les bancs calcaro-argileux sont peu épais, sauf à la base de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*. Les spécimens récoltés se dégagent facilement et ils sont très comprimés à peu comprimés mais les tours les plus juvéniles sont assez souvent limonitisés. Dans les Zones à *Spathicrioceras angulicostatum* et à *Pseudothurmannia mortilleti*, nettement plus calcaires, les spécimens sont beaucoup plus difficiles à extraire mais ils sont moins comprimés. Dans le Barrémien inférieur la glauconie est très fréquente ; la conservation des spécimens est très variable et dépend partiellement de l'importance de la bioturbation, des paléocourants et du transport éventuel post-mortem ; les spécimens les mieux conservés ont été récoltés dans des bancs faiblement glauconieux, dans

lesquels la bioturbation est faible. La partie supérieure du Barrémien inférieur est souvent absente dans le domaine néritique, ainsi que le Barrémien supérieur ; ce dernier est parfois représenté par des calcaires blancs à beiges qui renferment une faune peu abondante, à l'exception des BARREMITIDAE et souvent assez mal conservée et fragmentaire ; ils peuvent être remplacés par un ou plusieurs bancs très glauconieux où les fossiles sont plus ou moins bien conservés et souvent fragmentaires et ces bancs sont parfois surmontés par des marnes à spatangues.

Dans ce domaine, nous avons exploité intensément la Zone à *Subsainella sayni* de la coupe n° 0413, le Collet des Boules près Peyroules, Alpes de Haute-Provence, ainsi que la coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var, qui est continue de l'Hauterivien supérieur au Barrémien supérieur (fig. 1).

1.3. Le domaine intermédiaire ou hémipélagique

Un domaine intermédiaire entre les domaines néritique et pélagique a été mis en évidence par Cotillon [1971] et qualifié d'hémipélagique ; il s'étend au Sud d'une ligne matérialisée par des chevauchements qui va de Castellane à Montblanc. Ce domaine, bien caractérisé au Valanginien, est de plus en plus difficile à délimiter de l'Hauterivien supérieur au Barrémien. Au Barrémien inférieur, sa principale caractéristique est le développement des calcaires de la Zone à *Nicklesia pulchella*, très peu ou pas glauconieux.

La coupe n° 044 du ravin de Savoye, Chamateuil près Castellane est située dans ce domaine.

La figure 1 permet une localisation sommaire des sites précédemment mentionnés. Une localisation plus précise peut être obtenue auprès de l'auteur.

2.- LES SITES DU SUD-EST DE L'ESPAGNE

Nous avons reconnus plusieurs sites hauterivo-barrémiens entre Alicante et Alcoy, mais nos recherches se sont concentrées sur les gisements historiques de La Querola au nord-est d'Alcoy et de Foncalent à l'ouest d'Alicante. La coupe de La Querola se situe en domaine de plate-forme dans le Prébétique interne et celle de Foncalent peut être considérée comme appartenant à un domaine intermédiaire entre Prébétique et Subbétique [Polvéche, 1963 ; Azema, 1965].

2.1. Le site de La Querola près de Cocentaina, au nord-est d'Alcoy

Le site de La Querola près de Cocentaina est un affleurement éocrétacé dont une partie de la faune

pyriteuse fut étudiée par Nicklès [1890 ; 1891 ; 1894]. Il est situé entre le Barranco (ravin) de La Querola et le Barranco de Las Fasedures, au pied de la Sierra Mariola. Les recherches ont été effectuées à partir des alternances marno-calcaires qui affleurent au bord du chemin qui monte dans le Barranco de Las Fasedures et qui mène de Cocentaina à Agrès. Nous y avons récolté de nombreux fragments pyriteux de *Pseudothurmannia mortilleti* (Pictet & de Loriol, 1858).

Ces marno-calcaires sont surmontés par des marnes grises à petits fossiles pyriteux de la Zone à *Avramidiscus kiliani* ; au-dessus affleurent les marnes à patine jaunâtre de la Zone à *Kotetishvilia nicklesi* qui renferment en abondance de petits représentants pyriteux de l'espèce-index. Ces marnes jaunes montent dans la Zone à *Nicklesia pulchella* et sont surmontées par quelques petits bancs que nous n'avons pas eu le temps d'exploiter. Les marnes de la Zone à *Nicklesia pulchella* livrent des fossiles pyriteux de plus grande taille que ceux de la zone précédente.

Cet ensemble est très tectonisé et les corrélations, de part et d'autre de la colline formant le gisement, sont très problématiques.

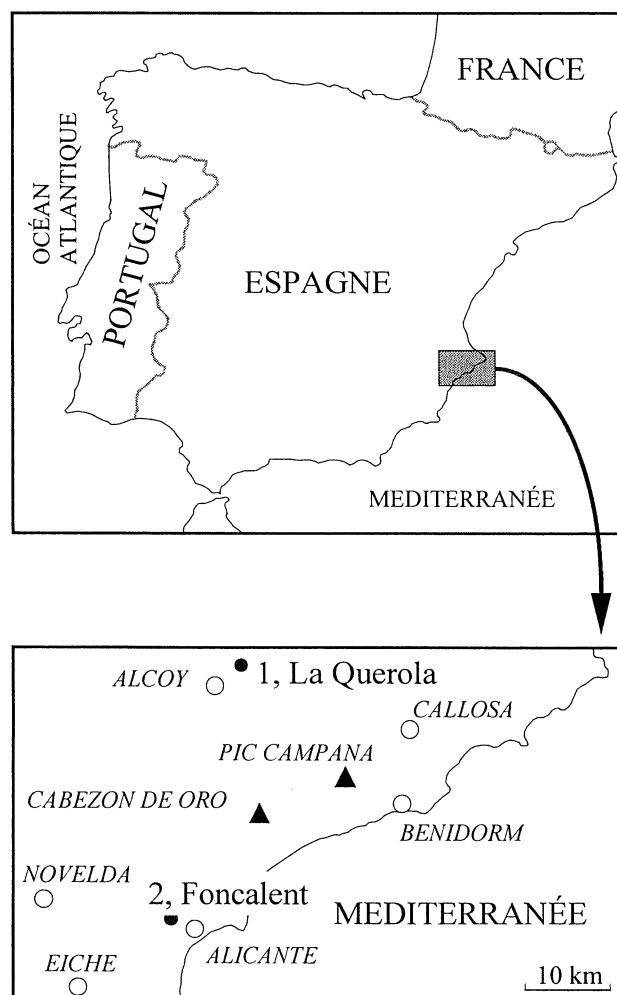


FIG. 2.- Localisation des sites étudiés dans le Sud-Est de l'Espagne. 1, La Querola ; 2, Foncalent.

2.2. Le site de la Sierra de Foncalent près d'Alicante

L'extrusion de la Sierra de Foncalent a été étudiée par R. Nicklès ; cet auteur a donné une coupe globale, levée au Rincon de los Santos, de la série renversée éocétacée [Nicklès, 1891, p. 41]. Nous attribuons à l'Hauterivien supérieur deux bancs d'un calcaire compact et glauconieux, séparés par un interbanc, renfermant en abondance des rostrs de *Duvalia*. Le banc n° 2/FONC que nous avons peu exploité a livré *Plesiospitidiscus* sp. et *Pseudomoutoniceras* sp. nov. Le Barrémien inférieur est lacunaire mais assez peu glauconieux ; il est représenté par des petits bancs calcaro-argileux séparés par des interbancs marneux plus ou moins épais et son épaisseur est faible ; elle est d'environ 5 m. Le banc n° 7/FONC a fourni une association faunique quasi-identique à celle du banc n° 135/831 de la coupe du Clos de Barral, lequel se situe à la base de la Zone à *Kotetishvilia compressissima*. Le Barrémien supérieur est très développé et en particulier les Zones à *Heinzia sayni* et à *Gerhardtia sartousiana* ; il débute par de petits bancs calcaires puis se continue avec des alternances marno-calcaires d'épaisseurs irrégulières. Dans la Zone à *Gerhardtia sartousiana* les interbancs marneux sont très épais. Les fossiles pyriteux récoltés se répartissent du sommet de la Zone à *Coronites darsi* jusqu'aux bancs à *Heteroceras*. L'analogie paléontologique entre ces faunes pyriteuses et celles du Djebel Ouach, Algérie a été signalée de longue date [Nicklès, 1890 ; 1894].

3.– LES AUTRES SITES ÉTUDIÉS

Ces sites n'ont pas été visités mais les très nombreux spécimens en collections qui en proviennent donnent de nombreuses informations paléontologiques et biostratigraphiques. Les collections Sayn et Joleaud, conservées à la Faculté des Sciences de Lyon, renferment de nombreux spécimens pyriteux du Djebel Ouach près de

Constantine, Algérie. La collection M. Breistroffer, conservée à l'Institut Dolomieu de l'Université Joseph Fourier de Grenoble, renferme un nombre important de spécimens colombiens et en particulier des PULCHELLIIDAE récoltés dans la région de Leiva et Chipata, à environ 150 km au nord de Bogotá.

3.1. Le Barrémien du Djebel Ouach, Algérie

Le Barrémien à dominante marneuse du Djebel Ouach près de Constantine, Algérie, a été étudié de longue date [Coquand, 1852 ; 1854 ; 1880 ; Sayn, 1890 ; Joleaud, 1901 ; Joleaud, 1911 ; Busnardo, 1957]. La faune pyriteuse a été figurée par Heinz [1886] et Joleaud [1911], puis par Sayn [1890]. Les fossiles pyriteux sont de petite taille ; ceux que nous avons observés dans les collections Coquand, Sayn, Julien, Busnardo, indiquent un intervalle stratigraphique compris entre la base de la Zone à *Coronites darsi* et la partie supérieure du Gargasien. Sayn [1890] et Busnardo [1957] y ont récolté des espèces albiennes.

3.2. Le Barrémien de la région de Leiva, Colombie

Les spécimens colombiens que nous avons étudiés proviennent pour l'essentiel de la région comprise entre Leiva et Chipata, au nord de Bogotá. Le Barrémien de cette région est essentiellement constitué de marnes à nodules. Les ammonites sont bien conservées dans ces nodules d'un calcaire gris à noir riche en pyrite et en matière organique ; la coquille est généralement bien conservée en calcite noire. Des coupes schématiques ont été récemment publiées par Pararroyo Gama [2000 a ; 2000 b ; 2000 c] ; au-delà des espèces colombiennes endémiques et de quelques conceptions spécifiques probablement erronées, les répartitions stratigraphiques des espèces de la famille des PULCHELLIIDAE sont similaires à celles que nous avons découvertes en France et en Espagne.

Chapitre 2

LE CADRE BIOSTRATIGRAPHIQUE

Lorsque en 1968 nous avons commencé notre étude sur les PULCHELLIDAE, les espèces appartenant à cette famille étaient dans leur quasi-totalité datées du Barrémien. Très rapidement, par nos recherches sur le terrain et au hasard des recherches bibliographiques, nous avons découvert que les espèces les plus anciennes se positionnaient stratigraphiquement dans l'Hauterivien supérieur [Sayn, 1903 ; Sayn et Roman, 1904 ; Vermeulen, 1975] ; des découvertes plus récentes ont montré que les espèces primitives de la famille des PULCHELLIDAE, appartenant au genre *Subsaynella* SPATH, 1923, se répartissent de la base de la Zone à *Subsaynella sayni* au milieu de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus* [Vermeulen, 1995 b ; 1996 c ; 1998 a ; Vermeulen *et al.*, 1999].

L'intervalle stratigraphique étudié s'étend donc sur tout l'Hauterivien supérieur, sur tout le Barrémien inférieur et sur les Zones à *Holcodiscus uhligi*, à *Heinzia sayni* et à *Gerhardtia sartousiana* du Barrémien supérieur. Quelques recherches ont été cependant effectuées dans les Zones à *Hemihoplites feraudianus*, à *Imerites giraudi* et à *Martelites sarasini*, dans lesquelles nous n'avons pas trouvé de représentant de la famille des PULCHELLIDAE. À partir de coupes levées banc par banc, nous avons effectué des récoltes précises de spécimens et proposé une biozonation du Barrémien dont les modifications successives [Vermeulen, 1996 a ; 1997 a ; 1998 b ; 1998 c ; 2002 ce travail] sont les témoins d'un affinage qui permet d'aller vers une définition optimale des unités et sous-unités biochronostratigraphiques. Avant de préciser les résultats obtenus, dans l'Hauterivien supérieur et le Barrémien, nous discuterons des critères caractérisant une bonne espèce-index, nous justifierons nos choix d'espèces-index et nous analyserons la méthode actuelle de biozonation ammonitique, celle des zones d'intervalles « relais », en abordant en particulier le problème des limites de ces unités biochronostratigraphiques ; nous préciserons également nos concepts de biohorizon et de biochronohorizon et nous en donnerons des définitions précises

1.— LES CRITÈRES D'UNE BONNE ESPÈCE-INDEX

Le découpage zonal que nous utilisons résulte d'une estimation de la valeur stratigraphique des différentes espèces-index réalisée à partir de plusieurs critères.

1.1. Facilité d'identification

L'identification d'une espèce d'Ammonite déjà connue se fait si possible à partir des spécimens types et à partir des travaux antérieurs la concernant. Si l'espèce a été étudiée récemment dans sa localité type, la récolte d'une population topotypique apporte des précisions stratigraphiques importantes et facilite la compréhension de l'espèce. Parmi les espèces utilisées comme index dans ce travail, *Plesiospitidiscus ligatus* [Vermeulen *et al.*, 1999, Pl. 1, fig. 4, 5], *Kotetishvilia nicklesi* [Vermeulen, 2001 b, p. 106-109], *Nicklesia pulchella* [Vermeulen, 1980, p. 47-51 ; 1998 b], *Kotetishvilia compressissima* [Vermeulen, 1999, p. 451-455 ; 2001 b, p. 112-116], *Coronites darsi* [Vermeulen, 1994, p. 58 ; 1995 b, p. 203 ; 1996 b, p. 104], *Gerhardtia sartousiana* [Vermeulen, 1995 a, p. 73] et *Gerhardtia provincialis* [Vermeulen, 1980, p. 52-55 ; 2000 a, p. 27-43] ont été repérées avec précision dans leurs localités types ou dans des coupes voisines et les spécimens, types, néotypes ou topotypes, ont été figurés et/ou décrits. Les espèces-index *Subsaynella sayni*, *Balearites balearis*, *Avramidiscus kiliani* et *Heinzia sayni*, sont conçues à partir de l'étude comparative des holotypes et des populations récoltées. Les espèces *Spathicrioceras angulicostatum* et *Pseudothurmannia mortilleti* sont conçues à partir de l'étude comparative des descriptions et des figurations originales et des populations récoltées.

1.2. Répartition géographique

Afin de pouvoir caractériser une unité biochronostratigraphique sur une aire la plus vaste possible, l'espèce-index doit avoir une vaste répartition géographique. Toutes les espèces-index utilisées ici pour caractériser les zones et les sous-zones, ont une répartition géographique dépassant largement le cadre du Sud-Est de la France (tableau 1) ; elles permettent ainsi des corrélations biostratigraphiques à très grande distance.

1.3. Variation de fréquence entre le bassin et la plate-forme

Toutes les espèces-index que nous avons choisies sont suffisamment fréquentes tant dans le bassin que sur la plate-forme pour être facilement découvertes.

Nicklesia didayana, très fréquente en domaine de plate-forme, n'a pas été localisée dans le bassin. Nous l'abandonnons donc en tant qu'espèce-index ubiquiste, bien qu'elle puisse cependant être utilisée en domaine de plate-forme, à titre complémentaire des espèces-index choisies.

C'est aussi ce critère de présence simultanée qui nous a fait écarter *Heinzia caicedi* en tant qu'espèce-index zonale ; cette espèce à fort potentiel stratigraphique semble rare en domaine de bassin et, en particulier, elle n'a pas encore été récoltée dans la coupe stratotypique du Barrémien ; dans les coupes étudiées, nous n'avons récolté qu'un seul exemplaire en domaine pélagique.

Remarquons également que *Holcodiscus caillaudianus* présente aussi les mêmes caractéristiques biostratigraphiques négatives que les deux espèces précédentes, alors qu'il a été de nombreuses fois cité comme espèce-index par les auteurs.

1.4. Écart stratigraphique entre apparition réelle et apparition épibolienne

Ce critère n'est jamais appréhendé par les auteurs alors qu'il joue un rôle fondamental dans la précision et la fiabilité à long terme de la détermination de la base de chaque zone.

L'estimation de l'intervalle stratigraphique entre l'apparition réelle d'une espèce-index et le début de sa phase acméique (base de l'épibole) permet d'apprécier le nombre de bancs qui pourraient être soumis à une fluctuation postérieure éventuelle lors d'un positionnement plus précis de la base d'une zone donnée. Nos recherches nous ont montré que les espèces filles apparaissent presque toujours vers la fin de la phase acméique (sommet de l'épibole) des espèces mères, ou après. L'incertitude maximum est donc estimée par l'écart stratigraphique existant entre le sommet de l'épibole de l'espèce mère de l'index et le début de l'épibole de l'index. En fonction des données disponibles, ce type d'estimation permet d'affirmer que :

– les apparitions réelles de *Avramidiscus kiliani*, *Kotetishvilia nicklesi* [Vermeulen 1995 b, p. 201], *Heinzia sayni* [Vermeulen et Bert, 1998] et *Gerhardtia provincialis* [Vermeulen 1995 b, p. 203] sont très proches du début de leurs phases acméiques correspondantes ;

TABLEAU 1.— Répartition géographique des espèces-index zonales et sub-zonales.

+ : présence confirmée de l'espèce-index ; ? : présence supposée de l'espèce-index.

Les espèces écrites en caractères gras sont, ou ont été, utilisées comme espèces-index zonales ou sub-zonales par le L.C.A.W.G. (données 2002).

	Colombie	Maroc	Algérie	S.E. Espagne	S.E. France	Italie	Roumanie	Bulgarie	Géorgie
<i>Gerhardtia provincialis</i>	+	+	+	+	+	?	+	?	?
<i>Gerhardtia sartousiana</i>	+	?	+	+	+	+	+		+
<i>Heinzia sayni</i>	+	+	+	+	+	+	+		
<i>Holcodiscus uhligi</i>				+	+		?		
<i>Coronites darsi</i>	?	+	+	+	+			?	
<i>Subtorcapella defayi</i>					+			+	
<i>Kotetishvilia compressissima</i>		+	?	+	+	?	+	+	?
<i>Nicklesia pulchella</i>	+	+	+	+	+	?	+	+	
<i>Kotetishvilia nicklesi</i>			?	+	+		+	?	
<i>Psilotissotia colombiana</i>	+			+	+				
<i>Psilotissotia mazuca</i>	+		+	+	+				
<i>Avramidiscus kiliani</i>		?	+	+	+				?
<i>Pseudothurmannia mortilleti</i>				+	+	+	+	?	
<i>Spathicrioc. angulicostatum</i>		?		+	+			+	
<i>Balearites balearis</i>		?		+	+		?		
<i>Plesiospitidiscus ligatus</i>				+	+			?	
<i>Subsaynella sayni</i>			+	+	+		?	?	

– les bases des épiboles de *Subsaynella sayni*, *Nicklesia pulchella*, *Kotetishvilia compressissima* [Vermeulen, 2001 b, p. 115] et *Coronites darsi* [Vermeulen, 1995 a] sont distantes de moins d'une zone du sommet des épiboles des espèces mères correspondantes, respectivement *Saynella clypeiformis*, *Arnaudiella* sp. nov., *Kotetishvilia nicklesi* et *Nicklesia didayana* ;

– la base de l'épibole de *Plesiospitidiscus ligatus* est distante d'un peu plus d'une zone du sommet de l'épibole de son espèce mère *Plesiospitidiscus fasciger*.

2.— JUSTIFICATION DU CHOIX DES ESPÈCES-INDEX

2.1. Espèces-index de l'Hauterivien supérieur

En ce qui concerne l'Hauterivien supérieur, peu de travaux biostratigraphiques fiables, accompagnés d'études paléontologiques exhaustives, ont été réalisés. Les alternatives du choix des espèces-index sont donc limitées.

Subsajnella sayni (PAQUIER, 1900)

Cette espèce est commune dans tout le domaine méditerranéen. *Subsajnella sayni* est ici choisie comme espèce-index de la zone basale de l'Hauterivien supérieur mais les spécimens déterminés comme *Cruasicerias cruasense*, après révision paléontologique, pourraient peut-être, de par leur fréquence élevée tant en domaine de bassin que de plate-forme, remplacer avantageusement *Subsajnella sayni*, si leur présence était révélée dans tout le domaine méditerranéen. L'intervalle stratigraphique séparant la base de l'épibole de *Subsajnella sayni* du sommet de l'épibole de son espèce mère, *Sajnella clypeiformis*, est restreint à la partie supérieure de la Zone à *Lyticoceras nodosoplicatum*. Cette espèce est commune dans tout le domaine méditerranéen.

Plesiospitidiscus ligatus (D'ORBIGNY, 1841)

La Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*, dont la conception depuis sa création, a subi de nombreuses vicissitudes [Moullade et Thieuloy, 1967 ; Vermeulen, 1975, inédit ; Vermeulen, 1980 a ; Busnardo, 1984 ; Hoedemaeker et Bulot, 1991 ; Bulot *et al.*, 1992], est ici adoptée car cette espèce-index est stratigraphiquement bien séparée de son espèce-mère *Plesiospitidiscus fasciger* et, elle ne peut donc, lors de récoltes précises, être confondue avec cette dernière. *Plesiospitidiscus ligatus* est très fréquent, tant en domaine de bassin que de plate-forme. La révision de l'espèce-index reste à faire ; nos recherches antérieures relatives in Bulot *et al.* [1992, p. 50] ainsi que la reconnaissance de l'holotype [Vermeulen, 1975, inédit] et sa refiguration récente [Vermeulen *et al.*, 1999] permettent une bonne appréciation de l'espèce-index.

Balearites balearis (NOLAN, 1894)

Balearites balearis est actuellement admise comme espèce-index zonale [Hoedemaeker *et al.*, 1993 ; Company *et al.*, 1995] ; elle caractérise une zone bien individualisée paléontologiquement, bien que *Plesiospitidiscus ligatus* soit encore présent à la base de cette zone. Elle est fréquente dans le bassin et sur la plate-forme. La révision de cette espèce-index reste à faire.

Espèces-index de l'Hauterivien terminal

L'étude paléontologique des ammonites récoltées dans l'Hauterivien terminal nous permet d'affirmer que les espèces classées antérieurement par les auteurs dans le genre *Pseudothurmannia* sont issues d'espèces déroulées à enroulement criocératique qui peuvent actuellement être classées soit dans le genre *Pseudothurmannia*, soit dans le genre *Spathicrioceras*. Dans l'Hauterivien terminal, les espèces criocératiques pseudothurmanniformes que nous classons dans le genre *Spathicrioceras* et les espèces à tours en contact, classées dans le genre *Pseudothurmannia*, sont le plus souvent dominantes sur le reste de la faune ammonitique associée. Il nous paraît donc très logique de choisir des espèces-index zonales parmi celles de ces deux genres.

– *Spathicrioceras angulicostatum* (KILIAN, 1888) est une espèce fréquente, tant sur la plate-forme que dans le bassin. Elle marque la réalisation poussée d'une ornementation pseudothurmanniforme, caractérisée essentiellement par des côtes principales séparées par des côtes intercalaires peu nombreuses, à parcours irrégulier et naissant à des hauteurs diverses sur les flancs. Dans la plupart des cas, les côtes, quel que soit leur statut, portent au moins de petits tubercules péri-ventraux qui, à des hauteurs de tours diverses selon les espèces, peuvent s'atténuer et disparaître. Contrairement aux propositions de Company *et al.* [2002, sous presse] qui proposent une Sous-Zone à *Spathicrioceras angulicostatum* au sommet de la Zone à *Balearites balearis*, nous pensons qu'il serait regrettable de ne pas marquer cet événement évolutif important par une limite biostratigraphique zonale et nous choisissons donc *Spathicrioceras angulicostatum* comme espèce-index zonale. Les tours de spire de cette espèce sont peu disjoints et des fragments de spire sont parfois assez difficiles à distinguer de ceux des autres espèces pseudothurmanniformes enroulées. Pour tous les faits évoqués ici, il est donc souhaitable que la Zone à *Spathicrioceras angulicostatum* caractérise la partie basale des couches à ammonites pseudothurmanniformes, plutôt qu'elle soit intégrée, en tant que sous-zone dans la Zone à *Balearites balearis* dans laquelle dominent surtout des criocères à morphologie plus classique, affines aux criocères des deux Zones inférieures, à *Plesiospitidiscus ligatus* et à *Subsajnella sayni*.

– *Pseudothurmannia mortilleti* (PICTET & DE LORIO, 1858) est un synonyme majeur de *Pseudothurmannia catulloi* ; sous son appellation mineure cette espèce ubiquiste et très fréquente a été choisie comme index par Hoedemaeker [1995 ; 1998] pour caractériser la dernière zone de l'Hauterivien supérieur. Nous abondons dans ce sens et nous choisissons *Pseudothurmannia mortilleti* comme espèce-index de la zone terminale de l'Hauterivien.

2.2. Espèces-index du Barrémien inférieur

La biozonation ammonitique du Barrémien inférieur que nous proposons a été acceptée en partie (Lyon, 2002) par le Groupe de travail sur les ammonites du Crétacé inférieur (Lower Cretaceous Ammonite Working Group), auquel nous appartenons. Nous regrettons fortement que lors du congrès de Vienne, Autriche (2000), les choix des espèces-index du Barrémien aient été faits en l'absence de la quasi-totalité des spécialistes travaillant, ou ayant travaillé, sur le Barrémien inférieur méditerranéen et que les travaux biostratigraphiques précisant les limites des zones adoptées n'aient pas encore été publiés ou très peu. Le découpage zonal proposé antérieurement (Vienne, 2000) reste donc ainsi purement conceptuel et donc adaptable par tout chercheur à ses récoltes et à ses conceptions personnelles des différentes espèces-index ; la malléabilité potentielle des différents découpages zonaux qui peuvent être proposés ne permet pas encore de disposer d'un cadre biochronostratigraphique précis et fiable, tel que nous le définissons dans ce travail.

L'espèce-index zonale du Barrémien basal : dans la biozonation du Barrémien basal proposée antérieurement [Vermeulen 1996 a ; 1998 b ; 1998 c] nous avons utilisé la Zone à *Taveraidiscus hugii*, préconisée par le Groupe de travail sur les ammonites du Crétacé inférieur [Hoedemaeker *et al.*, 1993 ; Hoedemaeker et Rawson, 2000]. Nous rejetons comme index de zone cette espèce pour les raisons suivantes :

- la conception initiale de l'espèce index *Taveraidiscus hugii* par le créateur de la zone [Busnardo, 1979, *in* Roger, 1980], diffère de celle qui prévaut actuellement [Hoedemaeker, 1995]. Lors d'une étude commune sur la limite Hauterivien-Barrémien [Busnardo et Vermeulen, 1986], R. Busnardo avait identifié, sur le terrain, en notre compagnie, des spécimens de cette espèce. Ces spécimens déterminés étaient affines aux spécimens les plus nombreux figurés par Ooster [1860, Pl. 24, fig. 7-9, 12, 13]. Cependant, Tzankov a désigné comme lectotype le seul spécimen figuré par Ooster [1860, Pl. 24, fig. 11] qui s'écarte notablement par son ornementation du reste de la population figurée originellement. Cette désignation exclut donc de l'espèce *Taveraidiscus hugii*, à l'exception du lectotype, tous les spécimens figurés sous ce nom par W. Ooster ainsi que ceux qui avaient été déterminés alors par R. Busnardo.

En fonction des données que nous possédons, nous affirmons que :

- au sens actuel des auteurs, *Taveraidiscus hugii* est une espèce qui reste peu fréquente dans le Barrémien basal et cette basse fréquence en fait un mauvais index de zone ;
- l'extension stratigraphique du vrai *Taveraidiscus hugii* est mal connue et des spécimens affines au spécimen lectotypique ont été récoltés à la base de la Zone à

Nicklesia pulchella, dans la coupe stratotypique d'Angles ;

- La révision de l'espèce index n'a pas encore été réalisée. Nous avons étudié un moulage du lectotype (Pl. 1, fig. 1) et, contrairement à l'acception générale [Company *et al.*, 1995 ; Hoedemaeker, 1995 ; Hoedemaeker et Rawson, 2000 ; Vermeulen 1998 b ; 1998 c], *Taveraidiscus hugii* n'est pas conspécifique et probablement pas congénérique des spécimens figurés antérieurement par les auteurs sous le nom de *Spitidiscus hugii* [Company *et al.*, 1995 ; Hoedemaeker, 1995 ; Hoedemaeker et Leereveld, 1995].

Pour remplacer *Taveraidiscus hugii*, espèce-index problématique dans sa conception actuelle, nous avons donc recherché une espèce ubiquiste, fréquente dès le Barrémien basal tant en domaine de bassin que de plate-forme, facile à identifier et de position taxinomique établie. Ces critères nous permettent de choisir *Avramidiscus kiliani* (PAQUIER, 1900) comme espèce-index de la première zone du Barrémien. *Avramidiscus kiliani* a une longévité qui couvre l'extension stratigraphique de *Psilotissotia mazuca* et de *Psilotissotia colombiana* et sa fréquence est généralement supérieure à celle de ces deux espèces. La Zone à *Psilotissotia mazuca* et la Zone à *Psilotissotia colombiana* sont donc ramenées ici au rang de sous-zones.

***Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903)** : nous avons proposé cette espèce comme index zonal lors de la conférence P.I.C.G. à Digne (1990). Les excellentes figurations originales (*Pulchellia compressissima* in Nicklès, 1890, 1894) et celles plus récentes [Vermeulen, 1996 a ; 1997 b ; 1998 b ; 2001 b] permettent une détermination aisée de l'espèce-index dont la répartition géographique couvre une partie importante de l'aire téthysienne méditerranéenne. Sa fréquence est élevée tant dans le bassin que sur la plate-forme. *Kotetishvilia nicklesi* apparaît à la base de la zone qu'elle caractérise et ses représentants ultimes sont encore présents à la base de la zone suivante ; toutefois, nos récoltes montrent que ces derniers sont toujours nettement moins fréquents que la nouvelle espèce-index, *Nicklesia pulchella*, et qu'en dehors de la plate-forme ils sont même très rares. Dans la zone qu'elle caractérise, *Kotetishvilia nicklesi* est suffisamment abondante tant en domaine de bassin que sur la plate-forme pour être facilement récoltée. La révision récente de cette espèce [Vermeulen, 2001 b] facilite son identification.

***Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841)** : l'étude de cette espèce, dans sa localité type du ravin de Savoye près Castellane [Vermeulen 1980 a], et nos figurations récentes [Vermeulen 1995 b ; 1996 a ; 1997 a ; 1998 b] permettent de se faire une idée précise sur sa position stratigraphique et sa variabilité intra-spécifique. Des individus d'un tour de spire au moins sont cependant recommandés pour des déterminations fiables. Comme *Kotetishvilia nicklesi*, *Nicklesia pulchella*, espèce très

fréquente et ubiquiste, permet des corrélations précises à grande distance ; son ubiquité remarquable (tableau 1) et sa fréquence élevée, tant dans le bassin que sur la plate-forme, en font un excellent index de zone. Au-delà des qualités présentées par cette espèce, il convient également de préciser que la Zone à *Nicklesia pulchella* est le siège de variations fauniques très importantes telles que :

- la disparition des genres *Emericiceras*, *Acrioceras*, *Subpulchellia*, *Arnaudiella*, des grandes espèces du genre *Hamulina* et de *Anahamulina davidsoni* ;
- l'apparition des genres *Nicklesia*, *Silesites*, *Moutoniceras* et *Dissimilites* et probablement du genre *Metahoplites*, ainsi que l'apparition des espèces ultimes du genre *Subpulchellia* ;
- le fort développement des espèces du genre *Parasaynoceras*, de *Davidiceras potieri*, ainsi que du groupe de *Anahamulina subcineta* et un nouvel essor du genre *Paraspticeras*.

Les faits établis ici montrent que le rabaissement de la Zone à *Nicklesia pulchella* au rang de biohorizon [Hoedemaeker *et al.*, 1993 ; Company *et al.*, 1995] constitue une erreur biostratigraphique monumentale qui sous-estime la valeur de *Nicklesia pulchella* en tant qu'index et qui occulte tous les processus évolutifs mis ici en évidence.

Remarque : nos arguments ont été entendus par le Lower Cretaceous Ammonite Working Group (L.C.A.W.G.) qui, dans sa séance du 11 Juillet 2002 à Lyon, France, a accepté la Zone à *Nicklesia pulchella*.

Kotetishvilia compressissima (D'ORBIGNY, 1841) : cette espèce a été révisée récemment [Vermeulen, 1999 ; 2001 b] ; elle est fréquente tant sur la plate-forme que dans le bassin et son ubiquité, dans toute la province méditerranéenne est confirmée. Ces critères en font un excellent index zonal.

Remarque : jusqu'à présent, aucune espèce du genre *Kotetishvilia* n'a été collectée dans la province andine et les spécimens colombiens, déterminés comme *Pulchellia compressissima*, [Roschen, 1938], appartiennent en réalité au genre *Gerhardtia*. Dans la province andine, *Nicklesia didayana*, appréhendée selon la conception originale [d'Orbigny, 1841 ; Vermeulen, 1980 a ; 1996 a ; 1996 b ; 1997 a ; 1998 b ; 1999] et non selon la conception erronée colombienne [Bürgl, 1956, Pl. X, fig. 12, Pl. XI, fig. 1-5 ; Patarroyo-Gama, 1998, p. 552 ?, 554, fig. 5 ; 1999, p. 56], peut, malgré un très léger décalage stratigraphique, remplacer *Kotetishvilia compressissima*.

Coronites darsi VERMEULEN, 1995 : cette espèce-index est paléontologiquement bien caractérisée [Vermeulen, 1995 a ; 1996 a ; 1997 a ; 1998 b] ; elle est très fréquente dans le Sud-Est de la France, tant dans le bassin que sur la plate-forme. *Coronites darsi* est également présent dans le Sud-Est de l'Espagne et en Algérie. M.

Company (communication verbale) l'a récoltée au Maroc. Maintenant que sa position stratigraphique est bien précisée, son aire de distribution s'étendra probablement à la faveur de recherches mieux ciblées.

Remarque : dans sa séance du 11 Juillet 2002 à Lyon, France, le L.C.A.W.G. a accepté la Zone à *Coronites darsi*.

Le rejet de *Holcodiscus caillaudianus* (D'ORBIGNY, 1850) et *Moutoniceras moutonianum* (D'ORBIGNY, 1850) : la désignation des espèces-index de l'étage Barrémien par le Lower Cretaceous Cephalopod Team s'est faite au congrès de Vienne [Hoedemaeker et Rawson, 2000] en l'absence de la quasi-totalité des spécialistes travaillant sur cet étage et, notamment en ce qui concerne le Barrémien inférieur, les différents choix fluctuant au cours des différentes réunions précédant celle de Lyon [2002], n'ont pas été étayés par des études paléontologiques et biostratigraphiques exhaustives. Deux espèces-index en particulier ont été sujettes à des choix variables, peu ou non argumentés : *Holcodiscus caillaudianus* et *Moutoniceras moutonianum*.

– *Holcodiscus caillaudianus* a été choisie comme espèce-index de zone par de nombreux auteurs [Patrullius, 1969 ; Kotetishvili, 1970 ; 1980 ; 1986 ; Stranik *et al.*, 1970 ; Memmi, 1979, 1981 ; Burollet *et al.*, 1983 ; Kakabadzé, 1989 ; Conférence P.I.C.G., 1990 ; Company *et al.*, 1992, 1995]. Les limites de ces différentes zones à Caillaudi, ou Caillaudianus, proposées sont très variables car les figurations subséquentes peu nombreuses montrent des acceptions spécifiques souvent fort différentes. *Holcodiscus caillaudianus* est donc une espèce mal appréhendée par les auteurs dont les figurations sous ce nom correspondent le plus souvent à des espèces du genre *Parasaynoceras* [Vermeulen et Thieuloy, 1999] de la Zone à *Nicklesia pulchella* ou de la Zone à *Kotetishvilia compressissima*. Ces conceptions non similaires de cette espèce-index expliquent en grande partie les fluctuations de la limite inférieure de la « zone à Caillaudianus » proposée par les auteurs. Le vrai *Holcodiscus caillaudianus*, rare dans le bassin, apparaît dans la partie inférieure de la Zone à *Kotetishvilia compressissima* où il est associé à *Nicklesia didayana*. Le rejet récent, non argumenté, de la Zone à *Holcodiscus caillaudianus* [Hoedemaeker et Rawson, 2000] concorde maintenant avec notre position. Nous rappelons toutefois que cette espèce, appréhendée selon la conception originale, est associée à *Nicklesia didayana*, et a été choisie antérieurement pour caractériser un horizon [Vermeulen, 1998 b, 1998 c] de la Zone à *Kotetishvilia compressissima*.

– *Moutoniceras moutonianum* est une espèce de grande taille, de morphologie ancylocératique, dont les individus complets sont rarissimes. La plupart des spécimens collectés sont des fragments de tours de spires et, plus rarement, de la fin de la spire associée à

une partie de la hampe. La variabilité intraspécifique de ce taxon, ancêtre des HETEROCERATIDAE du Barrémien supérieur, reste donc assez mal connue. *Moutoniceras nodosus*, espèce tuberculée, présente dans les Zones à *Kotetishvilia compressissima* et à *Coronites darsi*, possède une partie de spire non tuberculée et des confusions avec *Moutoniceras moutonianum* sont possibles [Delanoy 1991, p. 231]. L'évolution des espèces du genre *Moutoniceras* est peu connue, notamment dans les Zones à *Nicklesia pulchella* et à *Kotetishvilia compressissima* ; nous avons récolté, dans la partie inférieure de la Zone à *Nicklesia pulchella* et dans la partie inférieure de la Zone à *Kotetishvilia compressissima*, des fragments de spires atuberculés dont les côtes ne sont que peu ou pas atténuées sur le ventre ; des découvertes similaires pourraient également prêter à confusion en ce qui concerne la position stratigraphique de *Moutoniceras moutonianum*. Nous avons également découvert des fragments de spire attribuables à cette espèce à la base de la Zone à *Heinzia sayni*. Pour tous ces faits, montrant le peu de fiabilité actuelle de cette espèce sur le plan stratigraphique, nous rejetons *Moutoniceras moutonianum* en tant qu'espèce-index zonale.

2.3. Espèces-index du Barrémien supérieur (*pro parte*)

La biozonation ammonitique du Barrémien supérieur, jusqu'à la Zone à *Gerhardtia sartousiana* a jusqu'à présent été basée sur deux zones ; une zone basale dont l'espèce-index choisie par les auteurs est soit *Ancyloceras vandenheckii*, soit *Heinzia sayni*, et une zone sus-jacente dont l'espèce-index est *Gerhardtia sartousiana*.

Ce découpage biostratigraphique est modifié par la création d'une nouvelle zone basale du Barrémien supérieur.

***Holcodiscus uhligi* (KARAKASCH, 1907) :** *Heinzia sayni* n'apparaît pas exactement dès la base du Barrémien supérieur, tel que ce sous-étage est conçu actuellement, et l'apparition réelle de *Ancyloceras vandenheckii* est difficile à situer ; nous avons donc recherché une espèce dont l'apparition permettrait de mieux caractériser la limite Barrémien inférieur-Barrémien supérieur que celles des deux espèces précitées. Parmi toutes les espèces récoltées aux environs de la limite Barrémien inférieur-Barrémien supérieur, *Holcodiscus uhligi* est de loin celle qui caractérise le mieux cette limite ; nous l'avons donc choisie comme espèce-index de la zone basale du Barrémien supérieur.

***Heinzia sayni* HYATT, 1903 :** cette espèce qui a souvent été confondue avec *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), a été révisée récemment et un lectotype a été désigné [Vermeulen et Bert, 1998]. Chaque fois que

cela nous a semblé nécessaire, nous avons précisé les différences existant entre les deux espèces-index [Vermeulen, 1996 a ; 1998 b ; 2000 a ; Vermeulen et Bert, 1998]. Les spécimens figurés permettent de bien appréhender la grande variabilité intraspécifique de cette espèce-index. L'intervalle stratigraphique existant entre l'apparition de *Heinzia sayni* et la disparition de son espèce mère, *Heinzia hispanica*, est très faible, de l'ordre de quelques bancs. *Heinzia sayni* est également une espèce fréquente à la base de la zone qu'elle caractérise.

Le rejet de *Ancyloceras vandenheckii* ASTIER, 1851 : cette espèce d'ammonite hétéromorphe est assez mal connue ; peu de spécimens déterminés comme *Ancyloceras vandenheckii* ont été figurés et la plupart sont des fragments de spire. Outre le fait que les exemplaires complets sont rares, cette espèce n'a jamais fait l'objet d'une révision paléontologique approfondie et sa variabilité morphologique intraspécifique est mal connue. Les espèces affines à *Ancyloceras vandenheckii* et présentes à la base du Barrémien supérieur sont également mal connues. C'est parmi les *Emericeras* du Barrémien inférieur que se trouve très probablement l'espèce mère de *Ancyloceras vandenheckii* et il existe un intervalle stratigraphique très important, d'environ trois zones, entre la disparition de ces *Emericeras* et l'apparition de *Ancyloceras vandenheckii* ; cet intervalle ne permet pas de situer avec précision l'apparition réelle de l'espèce d'Astier. Tous ces faits motivent notre rejet de cette espèce en tant qu'index de zone.

Remarque : en fonction des données paléontologiques et biostratigraphiques actuelles, l'apparition de *Heinzia sayni* et celle des spécimens typologiquement rapportables à *Ancyloceras vandenheckii* nous paraissent synchrones. Ce fait nous permet de concevoir une utilisation subjective par les auteurs, de l'une ou l'autre des deux espèces en tant qu'index zonales, en fonction des données de terrain. Cependant, les arguments avancés ici contre le choix de *Ancyloceras vandenheckii* comme espèce-index zonale restent valables et nous utiliserons préférentiellement dans ce travail *Heinzia sayni* comme espèce-index zonale.

***Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) :** l'apparition réelle de *Gerhardtia sartousiana* reste à préciser ; c'est cependant une espèce très fréquente dès la base de la zone, probablement épibolienne, qu'elle caractérise. Ses caractéristiques morphologiques ont été décrites, un néotype a été décrit et figuré [Vermeulen, 1995 b] et cette espèce est maintenant bien comprise ; nous l'avons proposée en tant qu'index zonal lors de la conférence du P.I.C.G. à Digne [1990]. La Zone à *Gerhardtia sartousiana* est une biochronozone largement utilisée par les biostratigraphes.

3. – LES CONCEPTS DE BIOCHRONOZONE ET DE BIOCHRONOHORIZON

3.1. Biozones et biochronozones

3.1.1. Définitions

Dans l'Hauterivien et le Barrémien, différents types de biozones ont été utilisés par le passé. Les biozones actuellement utilisées par les ammonitologues du Mésozoïque sont avant tout définies par leur limite inférieure ; ce sont des zones d'intervalles [Thierry, *in* Rey *et al.*, 1997, p. 71], qui se succèdent en zones relais, où l'apparition dans un banc de l'espèce-index d'une zone marque le début de la zone correspondante et par là-même positionne la fin de la zone sus-jacente dans le banc immédiatement subordonné.

Les biozones actuellement utilisées sont donc des unités stratigraphiques dans lesquelles l'extension stratigraphique de chaque espèce-index peut être très variable.

Une espèce-index peut n'occuper que la base ou la partie inférieure de la zone, ou de la sous-zone, qu'elle caractérise, ce qui est le cas le plus fréquent : *Subsainella sayni*, *Balearites balearis*, *Spathicrioceras angulicostatum*, *Pseudothurmannia mortilleti*, *Psilotissotia mazuca*, *Nicklesia pulchella*, *Kotetishvilia compressissima* et *Coronites darsi* sont dans ce cas.

Une espèce-index peut occuper la moitié inférieure, ou plus, de la zone, ou de la sous-zone, qu'elle caractérise et disparaître avant l'apparition de l'espèce-index suivante ; c'est le cas de *Heinzia sayni*, de *Gerhardtia sartousiana* pour la Zone à *Gerhardtia sartousiana* et de *Gerhardtia provincialis* pour la Sous-Zone à *Gerhardtia provincialis*.

Une espèce-index peut être encore présente au-delà de la limite supérieure de la zone ou de la sous-zone qu'elle caractérise et ce cas est commun : l'espèce perd alors son statut d'espèce-index dans les bancs de la zone ou de la sous-zone sus-jacente à celle qu'elle caractérise. Dans ce dernier cas, pour une bonne compréhension de la zone suivante, les spécimens appartenant à l'espèce qui était index dans la zone précédente doivent être moins fréquents que les spécimens de l'espèce qui caractérise cette zone sus-jacente ; c'est le cas de *Plesiospitidiscus ligatus*, *Psilotissotia colombiana*, *Kotetishvilia nicklesi*, *Holcodiscus uhligi* et de *Gerhardtia sartousiana* pour la Sous-Zone à *Gerhardtia sartousiana*. La plupart du temps, ces spécimens tardifs des anciennes espèces-index possèdent certains caractères morphologiques légèrement modifiés, marquant une évolution plus avancée que celle des spécimens de la zone sous-jacente.

Remarques : de rares spécimens tardifs de *Nicklesia pulchella*, à ventre tendant vers l'aplatissement, ont été récoltés avec *Kotetishvilia compressissima* sur la plate-forme, dans un banc condensé. La coexistence de ces deux espèces n'est donc pas prouvée mais ces spécimens tardifs indiquent que l'extension stratigraphique réelle, donc temporelle, de *Nicklesia pulchella* est beaucoup plus grande que ne le laisse supposer sa phase acméique qui n'est matérialisée que par quelques bancs dans la partie basale de la Zone à *Nicklesia pulchella*.

3.1.2. De l'utilisation pratique des espèces-index

Les biostratigraphes, notamment les biostratigraphes ammonitologues, présentent souvent leurs résultats de façon exclusive, selon la « loi » du tout ou rien. Les biozones et les biochronozones sont présentées d'une façon rigoureuse et leur limite inférieure apparaît comme une barrière immuable marquant l'apparition de l'espèce-index. Il est rarissime de voir des biostratigraphes discuter des modifications potentielles de la limite inférieure d'une biozone ou d'une biochronozone.

La récolte d'une espèce-index est cependant tributaire de deux conditions essentielles, la fréquence de l'espèce-index et l'intensité des récoltes.

Lorsqu'une espèce-index a été convenablement choisie, il est facile de déceler sa présence dans son épibole, c'est-à-dire dans les bancs correspondant à sa phase acméique. C'est ce qui est réalisé généralement par les biostratigraphes. Le problème de la localisation stratigraphique de la limite inférieure de la zone correspondante n'est pas forcément réglé par la délimitation de l'épibole d'une espèce-index car, selon la règle en vigueur, cette limite zonale est en effet définie par l'apparition de l'index, apparition qui ne coïncide pas souvent avec le début de sa phase acméique. Avant de devenir quantitativement importantes, la plupart des espèces apparaissent sous forme de petites populations très discrètes et il est parfois bien vain pour l'ammonitologue ou le biostratigraphe de vouloir rechercher à tout prix l'apparition exacte d'une espèce donnée. Les diagrammes donnés par le palynologue B. Alpern [Alpern, 1968, p. 278 ; Alpern et Durand, 1972, p. 214], illustrent notre propos ; ils montrent en particulier que, statistiquement, pour 500 fossiles récoltés ou repérés, sans l'index, il y a encore 99% de chances pour que la fréquence de l'espèce-index au sein de l'ammonitofaune associée soit encore de 1%. Il est évident que 500 ammonites récoltées dans un seul banc non condensé est un fait très exceptionnel en biostratigraphie ammonitique ; la majorité des récoltes se chiffrent en dizaines d'individus et les diagrammes de B. Alpern montrent que pour 50 ammonites récoltées dans un banc, sans l'index, cas plus fréquent que le précédent en biostratigraphie ammonitique, il y a 99% de chances que la fréquence de l'espèce index, au sein de la population ammonitique soit encore de 10% !

3.1.3. Les bases d'une biostratigraphie raisonnée

D'après nos propos précédents, il est évident que la plupart des travaux de biostratigraphie, notamment ceux concernant l'Hauterivien et le Barrémien, proposent et utilisent des zones épiboliennes dont la base correspond seulement à la base de l'épibole de l'espèce-index et non à son apparition réelle.

Il apparaît fondamental que les biostratigraphes précisent, en fonction de leurs récoltes, le type de biozone qu'ils publient et abordent également le problème des fluctuations potentielles de la limite inférieure de chaque zone, biozone ou biochronozone. Pour cela, nous proposons quelques règles simples qui permettront, si les différents spécialistes veulent bien les appliquer, une meilleure compréhension des résultats publiés et une nette diminution, voire une disparition dans le cas le plus idéal, de l'hermétisme qui transparaît dans de nombreux résultats :

- 1 – Il serait souhaitable que, pour le banc basal de chaque zone, les ammonitologues précisent, le nombre de fossiles récoltés ainsi que la fréquence relative de l'espèce-index au sein de l'ammonitofaune associée et, si possible, le banc qu'ils estiment être la base de l'épibole de l'espèce-index ;
- 2 – La position stratigraphique de la fin de l'épibole de l'espèce mère de l'index devrait être précisée, si bien sûr elle est connue. Cette proposition est étayée par nos propos du chapitre 2, § 1 (1.4) auquel nous renvoyons le lecteur ;
- 3 – Dans le cas de recherches effectuées en domaines de plate-forme et de bassin, les indications des propositions 1 et 2 devraient être séparées ;
- 4 – Dans le cas des espèces-index débordant dans la zone sus-jacente, la fréquence relative de l'ancien index par rapport au nouvel index devrait également être précisée ;
- 5 – La proposition d'une nouvelle espèce-index devrait être accompagnée, ou suivie à court terme (un an au plus) d'une révision paléontologique exhaustive de cette espèce ;
- 6 – Chaque zone, ou sous-zone, doit être caractérisée à partir d'une ou plusieurs coupes référentielles parmi lesquelles est choisie une coupe-type ayant valeur de stratotype de la zone, ou de la sous-zone, considérée ; c'est ce que nous proposons dans notre zonation de l'Hauterivien supérieur et du Barrémien ;
- 7 – Une même conception de l'espèce-index par les auteurs, accompagnée également d'une connaissance exhaustive de la faune associée à l'index dans le banc basal de la zone qu'il caractérise peut permettre de proposer, notamment dans la coupe-type de cette zone, le positionnement d'un clou d'or ; ces conditions sont encore peu réalisées dans le découpage biostratigraphique de l'Hauterivien supérieur et du Barrémien et le positionnement actuel de clous d'or relèverait plus de la « quincaillerie biostratigraphique » que de l'établissement de repères de grande portée, précis et fiables.

Ces propositions que nous venons de faire permettraient de mieux étayer les résultats biostratigraphiques publiés et d'établir des bases d'une réelle concertation, trop insuffisante actuellement, entre les différents biostratigraphes.

3.1.4. De la biozone à la biochronozone

La distinction d'une biozone, outre un consensus général, n'est dans l'usage pas tributaire des caractéristiques phylogénétiques de son espèce-index ; de nombreuses zones antérieurement proposées n'ont été conçues qu'à partir des caractères morphologiques et de l'extension stratigraphique de spécimens attribués à l'espèce-index. Cette pratique a entraîné la création de zones mal calées stratigraphiquement et mal définies paléontologiquement ; les fluctuations importantes des anciennes Zones à *Subsainella sayni*, à *Plesiospiti-discus ligatus*, à *Pseudothurmannia angulicostata*, à *Emericiceras emerici*, à *Nicklesia pulchella*, à *Holcodiscus caillaudianus*, à *Kotetishvilia compressissima* et à *Moutoniceras moutonianum* illustrent fortement nos propos.

Nous avons orienté nos choix des espèces-index zonales et sub-zonales vers des espèces révisées ou étudiées exhaustivement et, chaque fois que cela a été possible, nous avons également recherché les liens phylétiques existant entre les index et leurs espèces mères, et aussi avec leurs espèces filles.

Cette méthode aboutit à la réalisation d'un cadre biostratigraphique régional très précis, dans lequel les espèces de longévité moyenne à courte, deux zones à une zone, associées aux index zonaux sont repérées avec une grande précision ; elle permet également l'utilisation précise des espèces-index dans des bassins parfois éloignés et par là-même d'étendre géographiquement la zonation établie régionalement à tout le domaine méditerranéen. Cette large extension géographique permet donc la création de biochronozones dans lesquelles, en l'absence de l'index, ces espèces associées et bien repérées stratigraphiquement peuvent jouer un rôle palliatif. Dans son concept le plus large, une chronozone est définie par l'ensemble des dépôts, marins et continentaux, synchrones d'une biozone donnée et elle porte le même nom que la biozone ; cette unité stratigraphique a avant tout un sens théorique et elle n'est généralement pas utilisée, et utilisable, dans sa pleine conception.

3.2. Biohorizons et biochronohorizons

3.2.1. Définitions

Selon la définition du Guide stratigraphique international [Hedberg *et al.*, 1979, p. 66, 67], les biohorizons sont des « surfaces correspondant à un changement biostratigraphique ou ayant un caractère

biostratigraphique particulier ». Les indications qui suivent cette définition [Hedberg *et al.*, 1979, p. 66, 67] concordent particulièrement avec notre concept du biohorizon ; nous les reproduisons *in extenso* : « Les biohorizons sont précieux avant tout pour la corrélation (pas nécessairement dans le temps). Ils sont utilisés communément comme limites de biozones bien qu'ils soient souvent considérés comme horizons à l'intérieur des biozones. Théoriquement un biohorizon est strictement une surface ou une interface. **En pratique, le terme peut s'appliquer à une couche mince mais distincte biostratigraphiquement.** Parmi les caractères sur lesquels sont habituellement fondés les biohorizons, retenons les "premières apparitions", les "disparitions", les apparitions successives, les **changements dans la fréquence ou l'abondance**, les changements évolutifs et les changements dans le caractère de taxons particuliers (ex. changement dans le sens d'enroulement de foraminifères, changement du nombre de septes de coraux) ».

Dans l'usage que nous en faisons, ce sont donc les « premières apparitions » ou les changements dans l'abondance qui nous servent de critères, mais ils sont loin d'être les seuls, et au-delà de la biostratigraphie, la notion de **strate-horizon**, avec le grand développement des méthodes géochimiques ne peut que faire augmenter, sinon proliférer, ce type d'horizon.

Dans notre travail, les bio-repères importants seront donc élevés au rang de strates-horizons et nous en utiliserons essentiellement deux types :

– la strate-horizon d'apparition (SHA), qui correspond à l'apparition stratigraphique, mais peut-être pas biologique, d'une espèce utilisée comme index zonale,

sub-zonale ou d'horizon ; cette strate-horizon matérialise alors la limite inférieure d'une zone, d'une sous-zone ou l'horizon lui-même, tel qu'il est conçu dans ce travail ;

– la strate-horizon de maximum d'abondance (SHMA) qui marque l'instant biostratigraphique pendant lequel une espèce présente son développement quantitatif maximum ; ce type de strate-horizon peut se révéler fort utile pour suivre, au cours du temps, l'évolution quantitative d'une espèce, entre le bassin et la plateforme ou de bassin à bassin.

Remarques : lorsque dans une coupe située dans des dépôts non condensés, la SHA et la SHMA d'une espèce-index sont confondues, il est quasi-certain que l'espèce-index apparaît réellement avant la SHA alors définie. Si la SHMA indique une abondance très élevée, le biostratigraphe doit sérieusement envisager une position stratigraphiquement plus basse pour la SHA.

Telle que nous la concevons, la strate-horizon marque seulement un instant unitaire dans le déroulement du temps ; elle caractérise un événement bref, bien calé stratigraphiquement à l'intérieur d'une zone ou d'une sous-zone. La strate-horizon est conçue dans ce travail comme le support matériel de la FAD (First Appearance Datum) mais aussi comme le support matériel de tout événement utilisable stratigraphiquement. En biostratigraphie, les espèces-index de strates-horizons, non zonales ou non sub-zonales, ont vocation à être érigées au rang d'espèces-index de zones ou de sous-zones ; elles doivent alors répondre aux normes édictées dans le chapitre 2, paragraphe 1.

La tendance actuelle des auteurs français est de caractériser les biohorizons par l'extension stratigraphique

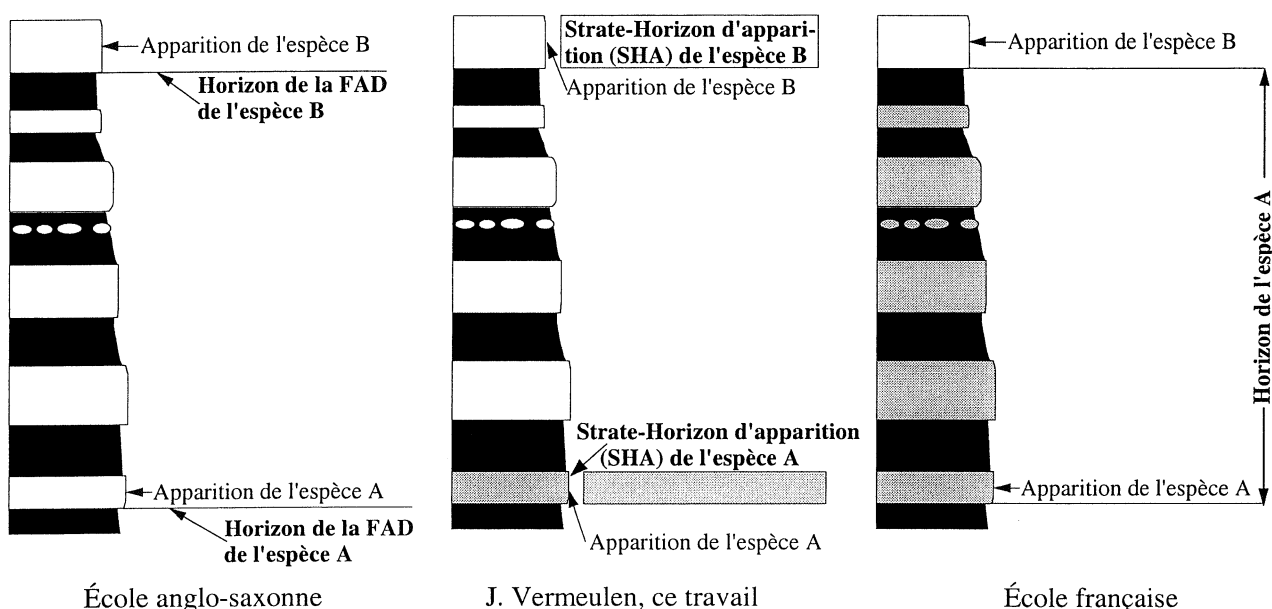


FIG. 3. – Trois exemples du repérage et de l'utilisation de l'apparition d'une espèce-index d'horizon. La colonne lithologique est hypothétique.

prique de leur espèce-index ou de les définir, comme les zones, par leur base, par l'apparition de leur espèce-index. Cette pratique présente à notre avis trois inconvénients majeurs :

- un biohorizon peut alors avoir un nombre de bancs assez élevé au sein desquels peuvent se succéder plusieurs associations fauniques qui ne permettent pas alors de définir une unité faunique homogène [Bulot *et al.*, 1992, p. 25, 27, 30, 35-37, 43], ce qui est en contradiction même avec la notion d'horizon [Thierry, 1997, p. 76] ;

- dans le cas des biohorizons « multi-strates » basés sur les apparitions successives des espèces-index, nous retrouvons les mêmes problèmes que ceux relatifs à la définition des zones [Vermeulen, ce travail, chap. 2, § 1 (1.4) ; chap. 2, § 3 (3.1)] ;

- Certaines espèces bien caractérisées paléontologiquement mais dont la longévité est « à cheval » sur une limite de zones, ou de sous-zones, et/ou qui servent d'espèces-index zonales, ne pourraient pas avoir un statut d'index de biohorizon, ce qui correspond à une perte importante de repères biostratigraphiques ; de l'Hauterivien supérieur au Barrémien, ce serait le cas par exemple de *Subsajnella begudensis*, de *Plesiospitidiscus ligatus*, de *Psilotissotia colombiana*, de *Kotetishvilia nicklesi*, de *Camereiceras limentinus* et de *Gerhardtia sartousiana*.

Sur le plan biostratigraphique, tous ces faits exposés montrent que les horizons correspondant à des FAD (école anglo-saxonne), aux SHA (Vermeulen, ce travail) ainsi que les horizons « multistrates » de l'école française ne correspondent qu'à trois façons, **remplaçables entre elles**, de repérer et d'utiliser stratigraphiquement un même bio-événement : l'apparition d'une espèce-index d'horizon (fig. 3).

3.2.2. Du biohorizon au biochronohorizon

Le passage d'un biohorizon au statut de biochronohorizon nécessite des modalités similaires à celles du passage d'une biozone au statut de biochronozone (Vermeulen, ce travail, chap. 3, § 3.1.4.).

Une étude particulièrement poussée des espèces associées permettra, dans le cas des SHA, d'éviter des corrélations peu fiables.

Dans des bassins différents, les SHMA pourront avoir un statut de biochronohorizon si elles répondent aux deux critères suivants :

- dans chaque bassin, avoir une position relative similaire dans l'extension stratigraphique de l'espèce considérée ;
- dans chaque bassin, avoir une position similaire, entre deux SHA ou SHMA déjà localisées et proches stratigraphiquement.

4.— LES ZONES, SOUS-ZONES ET HORIZONS DE L'HAUTERIVIEN SUPÉRIEUR

4.1. Zone à *Subsajnella sayni*

Auteurs : Bulot, Thieuloy, Blanc et Klein [1992, p. 46-50] dans son acception actuelle. Paquier [1900, p. 278] l'avait distinguée, en tant que sous-zone.

Espèce-index : *Subsajnella sayni* (PAQUIER, 1900).

Coupe type : Une localité-type de la zone a été désignée [Bulot *et al.*, 1992] près de Vergons, Alpes de Haute-Provence mais cette localité, recouverte par des grillages pour empêcher la chute de pierres sur la route [Bulot *et al.*, 1992, p. 46, 47], est inaccessible ; cette situation tend à rendre caduque cette désignation. Plusieurs coupes bien affleurantes, situées aux environs de Castellane, peuvent prétendre au statut de coupe-type ; leur étude est en cours.

Limites de la Zone à *Subsajnella sayni* : cette zone débute avec l'apparition de *Subsajnella sayni* et se termine sous le banc renfermant les premiers *Plesiospitidiscus ligatus*.

Les horizons de la Zone à *Subsajnella sayni* : deux horizons sont distingués dans cette zone, l'Horizon à *Cruasicerias cruasensis* et l'Horizon à *Subsajnella begudensis*. La base de cette zone est matérialisée par la SHA de *Cruasicerias cruasensis* et dans la partie sommitale se situe la SHMA de *Subsajnella begudensis*.

En l'état actuel des recherches nous considérons que la SHA de *Cruasicerias cruasensis* et la SHA de *Subsajnella sayni* sont identiques. Pour caractériser la limite inférieure de la Zone à *Subsajnella sayni*, nous choisissons la SHA de *Cruasicerias cruasensis* car, dans cet horizon, cette espèce est beaucoup plus fréquente que l'espèce-index zonale.

• SHA de *Cruasicerias cruasensis*

Auteur : J. P. Thieuloy a proposé, sans la définir [1977, p. 436, fig. 3], une sous-zone à *Cruasicerias cruasensis* [Thieuloy *et al.*, 1983, p. 62] au sommet de la Zone à *Lyticoceras nodosoplicatum*. Cette sous-zone a été ramenée au rang d'horizon par Bulot *et al.* [1992, p. 47] ; constitué de trois bancs dans la coupe de Vergons, Alpes de Haute-Provence [Bulot, *et al.*, 1992, p. 48, tab. XIII], il a été placé à la base de la Zone à *Subsajnella sayni* par Bulot *et al.* [1992, p. 17].

En tant que SHA, cet horizon est ici nouvellement défini.

Espèce index : *Cruasicerias cruasensis* (TORCAPEL, 1884).

La SHA de *Cruasicerias cruasensis* est positionnée dans le banc n° 115/0413 de la coupe du Collet des Boules et, d'après les travaux de Bulot *et al.* [1992], dans le banc n° 74 de la coupe de Vergons [Bulot *et al.*, 1992, p. 48, tab. XIII].

Sur la plate-forme, Cotillon [1971, p. 31] a situé *Cruasicerias cruasensis* à la base des marnes gris bleuté à Belemnites, ce qui est en parfait accord avec nos résultats. Nos recherches ont également montré que, dans le bassin, *Cruasicerias cruasensis* apparaît parfois avant *Subsainella sayni* (coupe des Ribas près Demandolx, Alpes de Haute-Provence). Dans l'attente d'études biostratigraphiques plus précises et d'après les travaux antérieurs [Bulot *et al.*, 1992 ; Hoedemaeker *et al.*, 1993], nous plaçons l'Horizon à *Cruasicerias cruasensis* dans la Zone à *Subsainella sayni*. Des recherches complémentaires sont cependant nécessaires pour affiner la conception spécifique de *Cruasicerias cruasensis* afin d'établir de façon très précise la position stratigraphique exacte de l'horizon correspondant ; ces recherches complémentaires permettront aussi de mieux préciser l'apparition exacte de *Subsainella sayni*.

Remarques : le genre *Cruasicerias* BUSNARDO, 1970 est monotypique. Les spécimens récoltés dans l'arc de Castellane et classés dans l'espèce générique montrent que ce taxon est directement issu du groupe de *Lyticoceras nodosoplicatum* (KILIAN & REBOUL, 1915). Si la conspécificité des spécimens provençaux avec celle des spécimens ardéchois et gardois classés dans *Cruasicerias cruasensis* était confirmée, le genre *Cruasicerias* ne représenterait alors que le stade ultime de l'évolution de la lignée des *Lyticoceras* et il devrait alors être taxonomiquement considéré comme un synonyme mineur du genre *Lyticoceras* HYATT, 1900. Quoiqu'il en soit, *Cruasicerias* (ou *Lyticoceras*) *cruasensis* reste potentiellement un bon index sub-zonal de la partie inférieure de la Zone à *Subsainella sayni*.

• SHMA de *Subsainella begudensis*.

Auteurs : Vermeulen, Clément et Autran, 1999.

Espèce index : *Subsainella begudensis* THIEULOY & BULOT, 1992.

Cet Horizon est le banc marquant le maximum d'abondance de l'espèce-index ; il se situe au sommet de la Zone à *Subsainella sayni* et a été mis en évidence tant sur la plate-forme que dans le bassin.

Coupes référentielles : les coupes type et paratype sont respectivement, la coupe n° 0413 du Collet des Boules près Peyroules et la coupe n° 0410 Les Ribas près Demandolx ; ces deux localités sont situées dans les Alpes de Haute-Provence. Les coupes n° 049, entre le ravin de Clausson et le Collet des Boules et celle du ravin de Mal Bouisset, près Peyroules, peuvent également servir de références.

Strate type : banc n° 127/0413, le Collet des Boules ; par corrélation, banc n° 33/049, coupe n° 049, banc n° 28, coupe du ravin de Mal Bouisset [Autran, 1993], banc n° 143/0410, coupe des Ribas.

Colonnes stratigraphiques : les colonnes stratigraphiques figurées [Vermeulen *et al.*, 1999, p. 74, fig. 2], que nous reproduisons figure 4, sont calées sur la base de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus* sus-jacente.

La coupe n° 0410, les Ribas près Demandolx, Alpes de Haute-Provence, est caractérisée par des sédiments déposés en milieu pélagique et disposés en alternances marno-calcaires épaisses et régulières ; nous l'avons levée avec A. Poupon et exploitée avec J. P. Duyé, A. Poupon, J. P. Verdoni, J. L. Antonini et L. Gazel. Cette coupe couvre la Zone à *Subsainella sayni* dans son intégralité, la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus* et une grande partie de la Zone à *Balearites balearis* ; *Subsainella begudensis* a été récoltée dans les bancs n° 143 et 144. *Plesiospitidiscus ligatus* apparaît dans le banc n° 147 et nous l'avons récolté jusqu'au banc n° 171.

Les coupes n° 049 et n° 0413 du Collet des Boules près Peyroules, Alpes de Haute-Provence sont situées sur la plate-forme ennoyée péri-vocontienne ; elles se caractérisent par des bancs calcaires très argileux, séparés par des intervalles marneux souvent très épais. Nous avons bénéficié de l'aide amicale de A. Clément lors du lever de la coupe n° 0413. Dans ces deux coupes, voisines de quelques centaines de mètres, la base de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus* est marquée par deux très gros bancs de calcaire argileux facilement repérables. Dans la coupe n° 049, *Subsainella begudensis* a été récoltée dans les bancs n° 33, 34, 37 et 38 et sa SHMA se situe dans le banc n° 33 ; *Plesiospitidiscus ligatus* apparaît dans le banc n° 37. Dans la coupe n° 0413, la SHMA de *Subsainella begudensis* est située dans le banc n° 127 ; *Plesiospitidiscus ligatus* apparaît dans le banc n° 129.

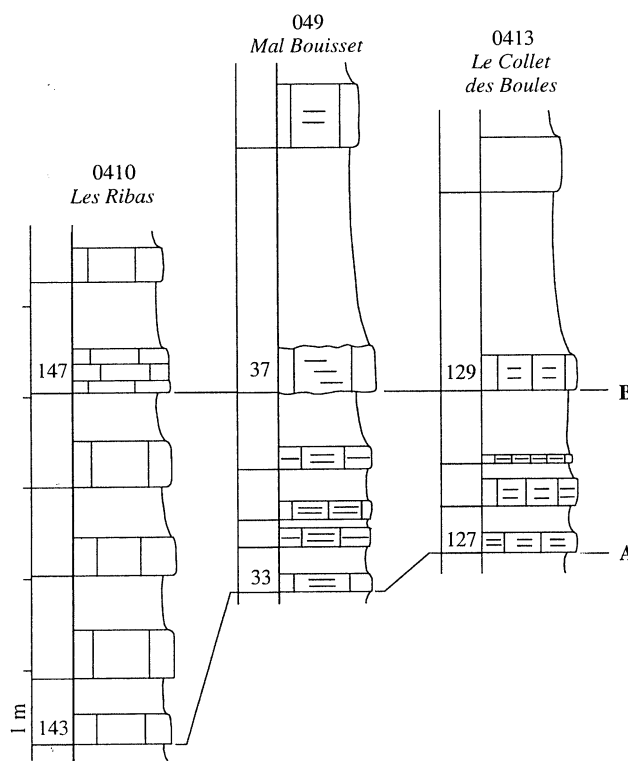


FIG. 4.— Position stratigraphique de la SHMA de *Subsainella begudensis* (A) par rapport à la limite inférieure de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus* (B).

Potentialités stratigraphiques de la SHMA de *Subsavnella begudensis* : cette espèce-index n'a été récoltée jusqu'à présent que dans le Sud-Est de la France (Alpes de Haute-Provence, Drôme, Var) ; cette répartition géographique restreinte peut en partie être expliquée par la rareté relative des travaux paléontologiques sur les ammonites de la Zone à *Subsavnella sayni*. La SHMA de *Subsavnella begudensis* ne peut donc pour le moment qu'être utilisée dans le Sud-Est de la France.

Dans la coupe n° 0410, la plus dilatée, la SHMA de *Subsavnella begudensis* est séparée de la limite inférieure de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus* par seulement trois bancs ; dans les coupes n° 0413 et n° 049 du domaine de plate-forme, elle est séparée de la limite inférieure de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus* respectivement par deux et trois bancs.

L'espèce *Plesiospitidiscus ligatus* (D'ORBIGNY, 1841) est issue de *Plesiospitidiscus fasciger* (THIEULOY, 1972), très probablement par anagenèse. Dans la coupe n° 0413, les derniers *Plesiospitidiscus fasciger* ont été récoltés dans la Zone à *Lytoceras nodosoplicatum* ; les stades intermédiaires de cette évolution morphologique peu importante ne sont pas connus et se réalisent donc essentiellement dans la Zone à *Subsavnella sayni*. La limite inférieure de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*, telle qu'elle est conçue actuellement, peut donc ne correspondre seulement qu'à la base de l'épibole de l'espèce-index, car ses représentants prolifèrent dès la base de la zone ; nous ne pouvons donc pas exclure l'existence d'individus primitifs conspécifiques dans les couches sous-jacentes, en particulier dans la SHMA de *Subsavnella begudensis*, ce qui aurait pour conséquence de placer cet horizon dans la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*.

Dans les coupes n° 049 (Mal Bouisset) et n° 0413 (Collet des Boules, fig. 5), les plus exploitées à ce jour et en particulier l'Horizon à *Subsavnella begudensis*, aucun représentant de *Plesiospitidiscus ligatus* (D'ORBIGNY, 1841) n'a été récolté.

Le problème de l'Horizon à *Subsavnella mimica* : cet horizon a été défini selon la conception de Bulot *et al.* [1992], par l'extension de la phase acméique de son espèce-index ; il a été mis en évidence par Thieuloy et Bulot [1992] pour caractériser la base de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus* ; selon sa conception initiale, il ne peut être retenu comme horizon repère pour les raisons suivantes :

- l'apparition réelle de *Subsavnella mimica* est très difficile à localiser car cette espèce est issue, probablement par anagenèse, de formes affines primitives apparaissant dans la partie inférieure de la Zone à *Subsavnella sayni*.

- la phase acméique de *Subsavnella mimica* s'étend de la moitié supérieure de la Zone à *Subsavnella sayni* au sommet de la moitié inférieure de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus* ; elle ne peut donc être utilisée pour

caractériser un horizon repère, au sens de Bulot *et al.* [1992] au sein de l'une de ces zones car ses représentants sont fréquents de part et d'autre de la limite entre ces deux zones.

Ammonitofaune de la Zone à *Subsavnella sayni* : l'ammonitofaune de la SHA de *Cruasceras cruasensis* semble assez restreinte ; nous avons récolté *Subsavnella sayni*, *Cruasceras cruasensis*, *Euptychoceras* cf. *meyrati*, *Crioceratites* gr. *nolani* et *Crioceratites matsumotoi* ; Bulot *et al.* [1992] citent également *Abrytusites juliani* et G. Autran y a aussi récolté *Phyllopachyceras infundibulum* et *Lytoceras subfimbriatum*.

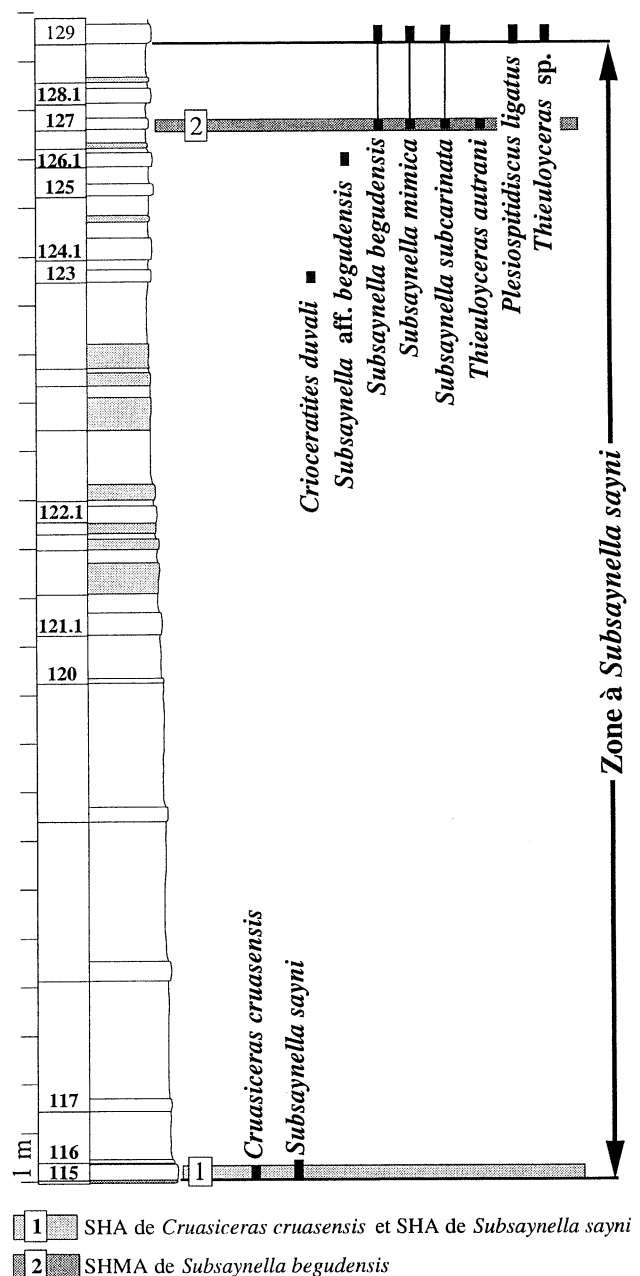


FIG. 5.— Répartition de quelques ammonites dans la Zone à *Subsavnella sayni*, coupe n° 0413, le Collet des Boules.

Dans la partie inférieure de la Zone à *Subsaynella sayni*, apparaissent *Crioceratites duvali* [Autran, 1993, p. 69, fig. 17], *Protacrioceras* aff. *ornatus* et *Subsaynella* gr. *mimica*. En domaine de plate-forme, les premiers bancs situés au-dessus des niveaux marneux très riches en Bélemnites ont fourni *Crioceratites duvali* et *Crioceratites matsumotoi*.

L'association faunique de la SHMA de *Subsaynella begudensis* est composée en partie d'espèces à grande longévité comme *Phyllopachyceras infundibulum*, *Euptychoceras meyrati* et *Neolissoceras grasianum*. La fréquence de l'espèce-index de cet horizon est beaucoup plus élevée que celle des espèces associées, notamment dans les gisements de plate-forme où elle tend vers un climax. Les espèces qui apparaissent dans cet horizon sont *Thieuloyceras autrani* [Vermeulen, 1998 a] et *Discoidellia* ? sp. nov., coupe n° 049 (étude en cours). Nous avons également récolté *Abrytusites* sp. ind

4.2. Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*

Auteurs : Bulot, Thieuloy, Blanc et Klein [1992, p. 50] dans son acception actuelle.

Espèce-index : *Plesiospitidiscus ligatus* (D'ORBIGNY, 1841).

Coupe type : une coupe de référence a été désignée avec hésitation [Bulot *et al.*, 1992, p. 50] près de La Charce, Drôme ; ces auteurs ont d'autre part précisé [Bulot *et al.*, 1992, p. 18] que les coupes publiées dans leur travail n'avaient pas valeur de stratotype. Nous avons envisagé de proposer comme coupe-type de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*, la coupe n° 047, Ravin de Descouère près la Baume, Castellane, qui est également la localité type de l'espèce-index. Malheureusement, l'accès à cette coupe, située sur un domaine naturaliste privé, est problématique. Nous proposons donc comme coupe-type de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*, la coupe n° 0410, les Ribas près Demandolx, Alpes de Haute-Provence, du banc n° 147a/0410 au banc n° 166/0410 (fig. 6). Cette coupe, géographiquement très proche de la localité-type de l'espèce-index, affleure de façon continue, de la base de la Zone à *Subsaynella sayni* au sommet de la Zone à *Balearites balearis*.

Limites de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus* : la limite inférieure de cette zone a fluctué en fonction de la compréhension de l'espèce-index par les auteurs ; la redécouverte de l'holotype de l'espèce-index [Vermeulen, 1975 b, inédit] longtemps considéré comme perdu, largement communiquée oralement, a permis de recomprendre cette espèce conformément à sa conception originale [Bulot *et al.*, 1992, Hoedemaeker *et al.*, 1993]. la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus* débute donc avec l'apparition, probablement épiboliennne, de son espèce-index et se termine sous le premier banc dans lequel apparaît *Balearites balearis*, espèce-index de la zone sus-jacente. *Plesiospitidiscus ligatus* persiste

cependant à la base de la Zone à *Balearites balearis*.

Nous ne suivons pas Bulot *et al.* [1992, p. 50] qui ont inclus « la biozone à *Ligatus sensu* Moullade et Thieuloy [1967] » dans la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus* ; en effet, l'espèce *Plesiospitidiscus ligatus sensu* Moullade et Thieuloy [1967], représentée en particulier par le spécimen n° 7 A 39 de la collection Emeric, n'appartient pas à l'espèce de d'Orbigny et est en réalité synonyme de *Plesiospitidiscus subdifficile*. Cette espèce apparaît dans la partie terminale de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus* et disparaît dans la Zone à *Pseudothurmannia mortilleti* ; son extension stratigraphique se situe donc dans sa quasi-totalité au-dessus de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*, telle qu'elle est conçue actuellement.

Bipartition de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus* : dans cette zone, aucune espèce d'ammonite ne peut actuellement prétendre au statut d'espèce-index subzonale ; cependant, en considérant **exclusivement** la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*, l'extension stratigraphique de *Subsaynella mimica* permet d'y distinguer deux parties distinctes :

- une partie inférieure caractérisée par la présence de *Subsaynella mimica* ;
- une partie supérieure, sans *Subsaynella mimica*.

Horizons de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus* : seule la SHA de *Plesiospitidiscus ligatus* a été distinguée dans cette zone. Nous avons recherché à localiser précisément l'apparition de *Plesiospitidiscus subdifficile* ; il existe de nombreuses formes intermédiaires entre *Plesiospitidiscus ligatus* et *Plesiospitidiscus subdifficile*, dès la partie inférieure de la zone, et cette apparition est donc difficile à situer paléontologiquement et stratigraphiquement. Dans la coupe n° 0410 des Ribas, les premiers spécimens typiques ont été récoltés dans le banc n° 166/0410, soit tout au sommet de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus* ; si ce niveau d'apparition est confirmé ultérieurement, il sera alors possible de proposer une SHA de *Plesiospitidiscus subdifficile* qui marquera le sommet de cette zone.

• SHA de *Plesiospitidiscus ligatus*

Auteur : J. Vermeulen, ce travail.

Espèce-index : *Plesiospitidiscus ligatus* (D'ORBIGNY, 1841), selon son acception originale.

Position stratigraphique : cet horizon est défini par le premier banc dans lequel apparaît l'espèce-index. Dans l'acception actuelle de la zone de même nom, ce banc en marque la base.

Ammonitofaune de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus* : dans la SHA de *Plesiospitidiscus ligatus*, l'espèce-index est associée à *Neolissoceras grasianum*, *Euptychoceras meyrati*, *Protacrioceras ornatum*, *Subsaynella mimica*, *Subsaynella begudensis*, *Thieuloyceras* sp. et *Discoidellia pouponi*.

L'ammonitofaune de la partie inférieure de la zone est sensiblement différente de celle de la partie supérieure. Avec l'espèce-index, nous avons récolté dans la moitié inférieure, *Phyllopachyceras infundibulum*, *Phyllopachyceras winckleri*, *Neolissoceras grasianus*, *Euptychoceras meyrati*, *Euptychoceras inostranzewi*, *Protacrioceras ornatum*, *Crioceratites stahleckeri*, *Acrioceras* sp. gr. *meriani*, *Acrioceras meriani* [sensu Ooster, 1860, non Thomel et al., 1990],

Subsavnella mimica, *Subsavnella begudensis*, *Thieuloy-ceras* sp., *Discoidellia couratieri* et *Discoidellia pouponi*; Bulot et al. [1992, p. 50] citent également *Crioceratites duvali*.

Dans la moitié supérieure, nous avons récolté *Plesiospitidiscus ligatus*, *Phyllopachyceras infundibulum*, *Phyllopachyceras winckleri*, *Euphyloceras* sp., *Neolissoceras grasianus*, *Euptychoceras meyrati*, *Protacrioceras ornatum*, *Acrioceras* sp. gr. *meriani*,

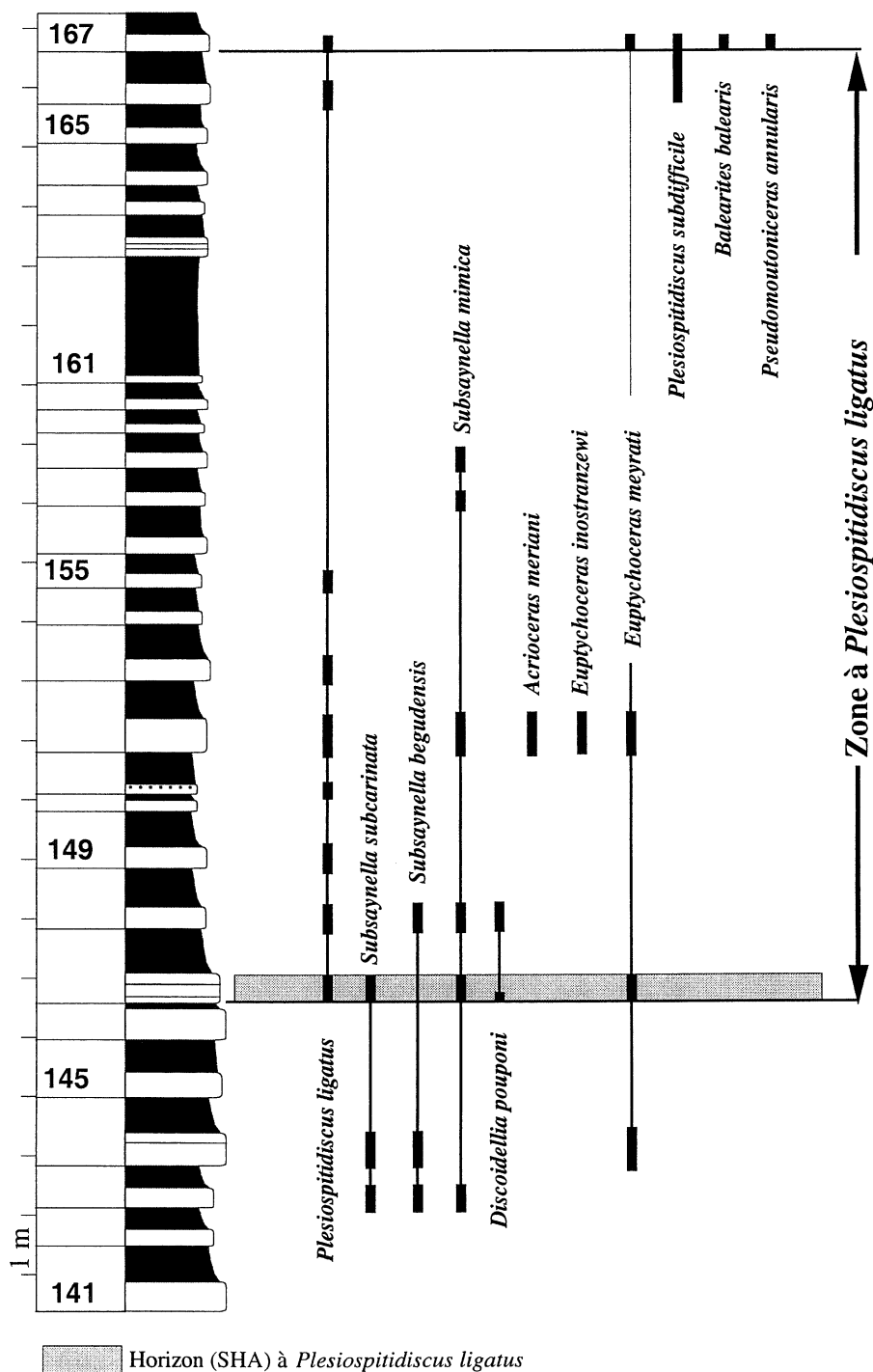


FIG. 6.— Répartition de quelques ammonites dans la coupe-type de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*, coupe n° 0410, les Ribas près Demandolx, Alpes de Haute-Provence.

Crioceratites sarasini, *Pseudomoutoniceras annularis*, *Plesiospitidiscus subdifficile*, *Discoidellia couratieri*, *Discoidellia* sp., forme proche de celle figurée par Autran [1993, Pl. 13, fig. 12], et *Crioceratites majoricensis*. Bulot *et al.* [1992] ont également récolté *Paraspticeratites precrassispinum*, espèce qui disparaît à la base de la moitié supérieure de la Zone à *Balearites balearis*.

4.3. Zone à *Balearites balearis*

Auteur : Bulot *et al.* [1992, p. 50] ont désigné Busnardo [1984] comme auteur de cette zone ; en réalité le concept de Zone à *Balearites balearis* aurait été introduit, d'après les documents en notre possession, par Memmi [1981, p. 182].

Espèce-index : *Balearites balearis* (NOLAN, 1894).

Coupe type : aucune coupe type n'a été désignée jusqu'à présent. Il serait tout à fait souhaitable que la coupe-type de la Zone à *Balearites balearis*, soit positionnée dans la partie inférieure de l'Hauterivien de la coupe d'Angles publiée lors du colloque sur le Crétacé inférieur à Lyon [Busnardo, 1965 a], du banc n°1/041 au banc n° 35/041 (fig. 7) ; elle s'intégrerait alors dans l'ensemble constitué des coupes-types, en succession continue, de l'Hauterivien supérieur au Barrémien supérieur, jusqu'à la Zone à *Heinzia sayni*, que nous avons déjà proposées. Cette proposition doit cependant être étayée par l'étude des bancs stratigraphiquement inférieurs à ceux levés en 1963, afin de préciser, avec une grande rigueur, l'apparition réelle de l'espèce-index zonale.

Limites de la Zone à *Balearites balearis* : dans la proposition initiale [Memmi, 1981], ces limites n'ont pas été fixées avec précision. Bulot *et al.* [1992, p. 50 et 52] délimitent sommairement la zone : « biozone débutant avec la première apparition du genre *Balearites* et s'achevant avec l'apparition des premières *Pseudothurmannia* ». La révision paléontologique des espèces des genres *Balearites* et *Pseudothurmannia* reste à faire.

La Zone à *Balearites balearis*, telle que nous la concevons, débute avec l'apparition de *Balearites balearis* et se termine dans le banc sous-jacent à celui dans lequel apparaît *Spathicrioceras angulicostatum*, espèce-index de la zone sus-jacente.

La Zone à *Balearites balearis* utilisée par les auteurs espagnols [Aguado *et al.*, 2001 ; Company *et al.*, 2002] ne diffère de celle que nous utilisons, que par la Sous-Zone sommitale à *Crioceratites angulicostatum* que nous plaçons dans la Zone à *Spathicrioceras angulicostatum*.

Les sous-zones de la Zone à *Balearites balearis* : Aguado *et al.* [2001] proposent les quatre Sous-Zones à *Balearites balearis*, à *Crioceratites binelli*, à *Crioceratites krenkeli* et à *Crioceratites* n. sp., découpage repris

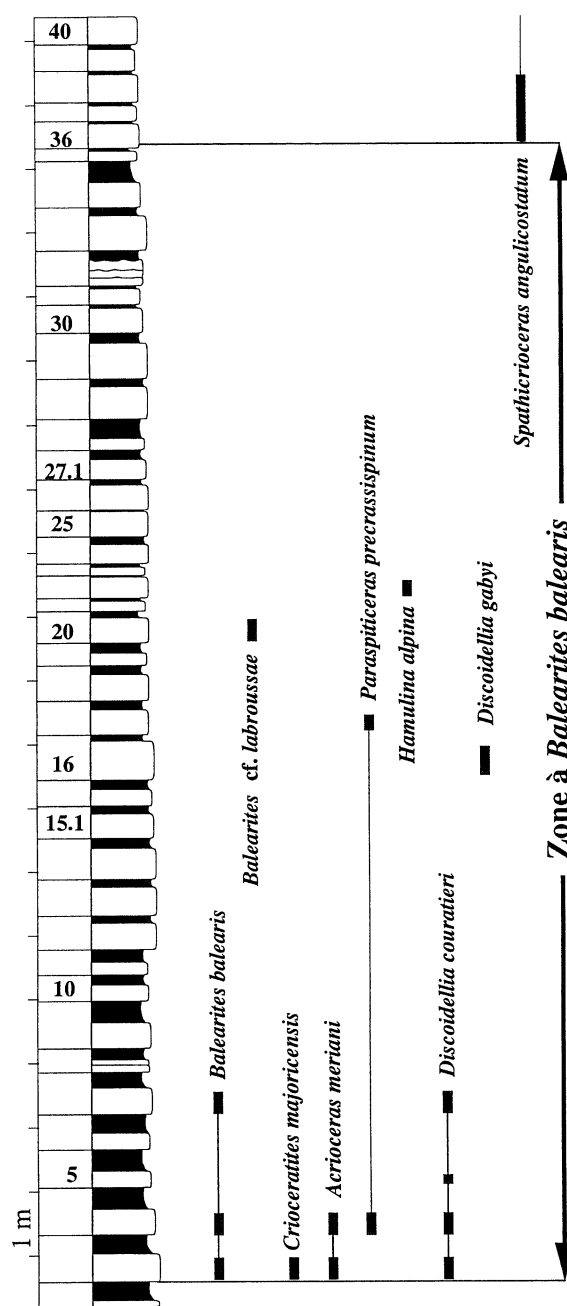


FIG. 7.— Répartition de quelques ammonites dans la coupe-type de la Zone à *Balearites balearis*, coupe n° 041, Angles.

par Company *et al.* [2002] qui choisissent comme index subzonal sommital *Crioceratites angulicostatum*. Dans la conception que nous défendons, la Zone à *Balearites balearis* comprend donc les trois Sous-Zones à *Balearites balearis*, à *Crioceratites binelli* et à *Crioceratites krenkeli*. Ce découpage subzonal n'a pas encore été établi formellement dans le Sud-Est de la France.

Les horizons de la Zone à *Balearites balearis* : une recherche des divisions subzonales devrait amener la localisation des SHA de *Crioceratites binelli* et de *Crioceratites krenkeli* conformément aux propositions

des auteurs espagnols. D'autres espèces, telles que *Pseudomoutoniceras annularis*, *Balearites labroussae* et *Hamulina alpina* sont des espèces-index potentielles d'horizons et certaines d'entre-elles pourraient aussi être des espèces-index subzonales. En attendant des études plus exhaustives, seule la SHA de *Balearites balearis* a été utilisée dans ce travail.

• SHA de *Balearites balearis*

Auteur : J. Vermeulen, ce travail.

Espèce-index : *Balearites balearis* (NOLAN, 1894).

Position stratigraphique : banc n° 3/041, coupe n° 041, Angles, Alpes de Haute-Provence et banc n° 167/0410, coupe n° 0410, les Ribas près Demandolx, Alpes de Haute-Provence. Cet Horizon marque la base de la zone du même nom.

Ammonitofaune : dans cet horizon, *Balearites balearis* est associé à *Plesiospitidiscus subdifficile*, *Plesiospitidiscus ligatus*, *Euptychoceras meyrati*, *Pseudomoutoniceras annularis* et *Crioceratites sarasini*.

Remarque : la position de la SHA de *Balearites balearis* dans la coupe d'Angles doit être ultérieurement confirmée (études en cours).

Ammonitofaune de la Zone à *Balearites balearis* : la Zone à *Balearites balearis* a été peu étudiée jusqu'à présent dans le Sud-Est de la France. Les premières recherches que nous y avons effectuées mettent en évidence une bipartition faunique.

La partie inférieure de la zone a livré une ammonitofaune renfermant une proportion importante d'espèces à longévité moyenne ou courte, héritées de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*, comme *Plesiospitidiscus subdifficile*, *Plesiospitidiscus ligatus*, *Pseudomoutoniceras annularis*, *Paraspticerias precrassispinum* et *Euptychoceras meyrati* ; nous y avons également récolté *Balearites balearis*, *Balearites shankariae*, *Balearites paramhansi*, *Crioceratites majoricensis*, *Megacrioceras* sp. aff. *astierianus*, *Crioceratites sarasini*, *Crioceratites villiersianus*, *Crioceratites* aff. *inermis*, *Binelliceras binelli*, *Hamulina alpina*, *Pseudomoutoniceras annularis*, des *Emerici-ceras* primitifs et *Discoidellia gabyi*. Le sommet de cet intervalle a fourni *Balearites labroussae*.

Dans la moitié supérieure de la zone, nous avons récolté *Plesiospitidiscus subdifficile*, *Balearites* aff. *balearis*, *Balearites labroussae*, *Crioceratites krenkeli*, *Hamulina alpina*, *Garroniceras jourdani* et *Garroniceras seringei*.

Les espèces pérennes *Euphyloceras tethys*, *Phyllopachyceras infundibulum*, *Phyllopachyceras winckleri*, *Neolissoceras grasianus*, *Lytoceras subfimbriatum*, ainsi que *Crioceratites nolani*, traversent la Zone à *Balearites balearis*.

4.4. Les problèmes de la biozonation de l'Hauterivien terminal et de la classification des ammonites pseudo-thurmanniformes

Avant d'aborder l'étude biostratigraphique de l'Hauterivien terminal, il nous semble utile d'exposer succinctement l'historique des fluctuations récentes de la biozonation de cet intervalle, la problématique de la classification des principales espèces classées habituellement dans le genre *Pseudothurmannia* et de préciser quelques caractéristiques des genre *Spathicrioceras* et *Pseudothurmannia*, ainsi que celles de leurs principales espèces.

Fluctuations récentes de la biozonation de l'Hauterivien terminal : en rappelant des observations antérieures faites par de nombreux auteurs, Breskovski [1973] met en évidence l'apparition d'espèces à affinités barrémiennes dans les couches à *Pseudothurmannia* auxquelles il attribue alors un âge Barrémien inférieur. À la suite des travaux de l'auteur bulgare, nous confirmons l'apparition d'espèces à affinités barrémiennes [Vermeulen, 1975, p. 23 ; 1980 a, p. 39] dans des couches réputées Hauteriviennes. Plus récemment, cette bipartition faunique des couches à *Pseudothurmannia* a été étudiée par Hoedemaeker [1995 ; 1998], puis par Avram et Melinte [1998]. Au sein de ces couches, Hoedemaeker [1995 ; 1998] distingue deux zones ; la partie inférieure correspond à la Zone à *Pseudothurmannia ohmi* et la partie supérieure à la Zone à *Pseudothurmannia catulloi*. Plus récemment, Hoedemaeker et Rawson [2000] abandonnent la Zone à *Pseudothurmannia ohmi* et proposent, sans justification nouvelle, l'ancienne Zone à *Pseudothurmannia angulicostata* des auteurs en y distinguant deux sous-zones, la Sous-Zone inférieure à *Pseudothurmannia angulicostata* des auteurs et la Sous-Zone supérieure à *Pseudothurmannia catulloi*. Cette zonation n'est pas acceptée par Company *et al.* [2002 sous presse] qui distinguent dans la Zone à *Pseudothurmannia ohmi*, trois sous-zones dont les espèces-index successives sont *Pseudothurmannia ohmi*, *Pseudothurmannia mortilleti* et *Pseudothurmannia picteti*.

Aperçu sur les problèmes de la classification des espèces pseudothurmanniformes : une analyse des problèmes posés par le genre *Pseudothurmannia* SPATH, 1923 et par son espèce type, *Pseudothurmannia angulicostata*, a été faite par Sarkar [1955, p. 151-155], lequel à partir du spécimen choisi par L. F. Spath, crée la nouvelle espèce *Pseudothurmannia picteti* et la propose comme génératype de *Pseudothurmannia*. Plus récemment, Hoedemaeker [1995, p. 226, 227] a repris cette analyse en faisant ressortir en particulier les contradictions importantes existant entre les positions de L. F. Spath et S. Sarkar et leur non respect des règles du Code International de Nomenclature Zoologique. Nous partageons tout à fait l'analyse réalisée par notre confrère hollandais ; nous ne le suivons cependant pas

dans ses conclusions [Hoedemaeker, 1995, p. 226] dans lesquelles il propose comme *S. Sarkar*, une autre espèce, *Pseudothurmannia ohmi*, comme générotype de *Pseudothurmannia* SPATH, 1923.

Nous rejetons donc les propositions de changement du générotype de *Pseudothurmannia* pour les raisons suivantes :

- un genre est caractérisé par une espèce type ou générotype ; ce générotype est nomenclaturalement représenté par son holotype ;
- le taxon *Pseudothurmannia angulicostata* (D'ORBIGNY, 1841), dont l'holotype est le spécimen décrit et figuré par d'Orbigny [1841, p. 146, 147, Pl. 46, fig. 3, 4], est tout à fait valable selon les règles de nomenclature ; de par sa morphologie, il est proche des espèces à tours tangents, comme *Pseudothurmannia ohmi*, et il se place aussi à proximité des espèces à tours déroulés que nous classons actuellement dans le genre *Spathicrioceras* SARKAR, 1955 ;
- les espèces antérieurement classées dans le genre *Pseudothurmannia* par les auteurs, ont été appréhendées exclusivement par leurs caractères morphologiques, car la connaissance précise de l'évolution des différentes lignées constituant les genres *Spathicrioceras* et *Pseudothurmannia* n'est pas encore acquise ;
- il est fort probable que certaines des espèces à tours tangents, ou à tours légèrement recouvrants, classées actuellement dans le genre *Pseudothurmannia* sont, de par leurs liens phylétiques, congénériques du générotype *Pseudothurmannia angulicostata*.

En conséquence, il est plus prudent, et fortement plus logique, de conserver provisoirement le nom générique de *Pseudothurmannia* aux formes enroulées pseudothurmanniformes de l'Hauterivien terminal, bien que *Pseudothurmannia angulicostata* soit une espèce à tours faiblement déroulés.

L'utilisation du genre *Crioceratites*, conçu dans un sens très large, pour les espèces pseudothurmanniformes déroulés sera caduque prochainement puisque ces espèces ne présentent que très peu ou pas d'affinités avec le générotype, *Crioceratites duvali*, alors que par leur morphologie et leur position stratigraphique elles se placent phylétiquement à proximité des espèces enroulées classées traditionnellement dans le genre *Pseudothurmannia*.

Un changement de générotype ou la création d'un nouveau genre pour les espèces pseudothurmanniformes, déroulés ou non déroulés, ne règlent donc plus le problème de leur classification puisque certaines d'entre-elles, déroulés ou non, appartiennent probablement, par leur phylogénèse, au genre *Pseudothurmannia* !

Pour ces mêmes raisons, nous ne suivons pas l'acception de Company *et al.* [2002, p. 84] qui proposent, comme S. Sarkar de choisir *Pseudothurmannia picteti* comme générotype de *Pseudothurmannia*.

En attendant la révision paléontologique exhaustive des ammonites pseudothurmanniformes de l'Hauterivien terminal, nous classerons les espèces pseudothurmanniformes à tours bien déroulés dans le genre *Spathicrioceras* SARKAR, 1955 ; les espèces à tours en contact, ou tangents, ou sub-tangents comme le générotype, resteront classées dans le genre *Pseudothurmannia*.

Les genres *Spathicrioceras* et *Pseudothurmannia* et leurs principales espèces :

– Genre *Spathicrioceras* SARKAR, 1955

Diagnose : dans l'attente de la connaissance des différentes évolutions phylétiques, genre constitué d'espèces à coquilles déroulés à faiblement déroulés à ornementation pseudothurmanniforme. Les tours jeunes possèdent des côtes principales, bituberculées ou trituberculées, qui disparaissent à des hauteurs de tour variables. Ce stade ontogénique est parfois discret. Les côtes principales sont ensuite bituberculées ; elles possèdent un tubercule ombilical et un tubercule latéro-ventral. Cette ornementation bituberculée se maintient jusqu'à des hauteurs de tour très variables. Près de l'ouverture, ou avant selon les espèces, les côtes principales ne possèdent plus qu'un tubercule ombilical. Les côtes intercalaires sont de longueur très variable ; elle peuvent être ornées ou non d'un petit tubercule latéro-ventral sur chaque flanc.

Ce genre n'a été que très peu étudié et les espèces que nous y classons sont appréhendées sur des critères exclusivement phénétiques. Les principales espèces du genre *Spathicrioceras* SARKAR, 1955 sont :

+ *Spathicrioceras angulicostatum* (KILIAN, 1888) dont l'ornementation trituberculée n'a pas été décelée et qui possède des côtes principales bituberculées et des côtes intercalaires ornées de tubercules latéro-ventraux. *Spathicrioceras seitzii* (SARKAR, 1955) est un synonyme mineur de *Spathicrioceras angulicostatum* (KILIAN, 1888).

+ *Spathicrioceras sornayi* SARKAR, 1955, espèce générotypique. Cette espèce n'est actuellement connue que par son holotype, assez mal conservé selon Sarkar [1955, p. 161]. Les côtes principales sont bituberculées et ne possèdent pas de tubercules latéro-ventraux [Sarkar, 1955, p. 161]. Lorsque la tuberculation disparaît, la vigueur des côtes tend à devenir régulière.

+ *Spathicrioceras remanei* (WIEDMANN, 1962) a un stade à côtes principales trituberculées qui s'exprime jusque vers 30 mm de diamètre. L'ornementation atuberculée est proche de celle de *Spathicrioceras sornayi* SARKAR, 1955.

– Genre *Pseudothurmannia* SPATH, 1923

Diagnose : dans l'attente de la connaissance des différentes évolutions phylétiques, genre constitué d'espèces à coquilles évolutes, à tours sub-tangents, tangents ou faiblement recouvrants. La section

transversale des tours est plus haute que large ; le ventre est arrondi à faiblement convexe. La costulation juvénile est fine et faiblement flexueuse ; aux stades plus âgés apparaissent, à des hauteurs de tour variables, des côtes principales, droites ou faiblement flexueuses, plus ou moins espacées, séparées par un nombre variable de côtes intercalaires qui sont plus ou moins longues. La tuberculation très variable s'exprime essentiellement aux stades juvénile tardif (éphébétique) et adulte sous forme de bullae ou de tubercules péri-ombilicaux, de tubercules latéraux et de petits tubercules latéro-ventraux ; la distribution de la tuberculation est très variable selon les espèces ; l'ombilic est très ouvert et la paroi péri-ombilicale abrupte se raccorde aux flancs par un coude arrondi. Compte tenu de l'évolution phylogénétique globale *Spathicrioceras* → *Pseudothurmannia*, l'existence fugace de tours juvéniles bi- ou trituberculés est possible.

Les principales espèces du genre *Pseudothurmannia* sont :

+ *Pseudothurmannia angulicostata* (D'ORBIGNY, 1841), espèce génotypique, à tours faiblement déroulés dont les juvéniles sont faiblement trituberculés.

+ *Pseudothurmannia picteti* (SARKAR, 1955), à tours recouvrant les tours précédents sur environ un tiers de leur hauteur, à côtes principales vigoureuses et serrées, séparées par une à trois intercalaires et à tubercules latéro-ventraux bien exprimés chez l'adulte.

+ *Pseudothurmannia crioceroides* (TORCAPEL, 1883), de type ornemental semblable à celui de l'espèce précédente, mais à tours tangents, à côtes principales trituberculées et plus espacées ; ainsi que l'a affirmé Hoedemaeker [1995, p. 224], cette espèce est un synonyme majeur de *Pseudothurmannia edouardi* (HONNORAT-BASTIDE, 1889).

+ *Pseudothurmannia pseudomalbosi* (SARASIN & SCHÖNDELMAYER, 1901), à tour légèrement recouvrants, d'un quart environ, à côtes principales vigoureuses et serrées, séparées par une à cinq côtes intercalaires ; ces côtes principales deviennent trituberculées chez l'adulte.

+ *Pseudothurmannia mortilleti* (PICTET & DE LORIO, 1858), à tours faiblement recouvrants, à costulation très gracile chez le jeune et peu vigoureuse aux stades suivants, à côtes principales flexueuses naissant plus ou moins rapidement et à tubercules latéro-ventraux très ténus.

+ *Pseudothurmannia sarasini* (SARKAR, 1955), se différenciant essentiellement de *Pseudothurmannia mortilleti* par une apparition plus précoce des côtes principales et qui ne pourrait qu'en être un morphotype particulier.

+ *Pseudothurmannia ohmi* (WINCKLER, 1868), à tours tangents et à costulation plus irrégulière que celle des espèces précédentes.

+ *Pseudothurmannia simionescui* (SARKAR, 1955), à tours tangents et à côtes principales trituberculées, bifurquées vers la base du tiers externe des flancs, serrées et flexueuses.

+ *Pseudothurmannia belimelensis* (DIMITROVA, 1967), à tours tangents et à côtes principales fines et très espacées. Cette espèce présente de grandes affinités avec certaines formes légèrement déroulées et elle pourrait être classée dans le genre *Spathicrioceras*.

4.5. Zone à *Spathicrioceras angulicostatum*

Dans la partie terminale de l'Hauterivien, les espèces pseudothurmanniformes, à tours en contact ou non et classées dans les genres *Spathicrioceras* ou *Pseudothurmannia*, sont le plus souvent dominantes sur le reste de la faune ammonitique associée. Il nous paraît donc très logique de choisir des espèces-index zonales parmi celles de ces deux genres.

Nos recherches nous permettent de distinguer deux zones dans l'Hauterivien terminal, la Zone inférieure à *Spathicrioceras angulicostatum* et la Zone supérieure à *Pseudothurmannia mortilleti*.

Auteur : nous créons la Zone à *Spathicrioceras angulicostatum* dans ce travail.

Espèce-index : *Spathicrioceras angulicostatum* (KILIAN, 1888). La forme déroulée crioceratique de l'*Ammonites angulicostatus* figurée par Pictet [1863, Pl. I bis, fig. 3 a, 3b] est ultérieurement nommée *Crioceras angulicostatum* par Kilian [1888, p. 212]. Cette espèce est classée ici dans le genre *Spathicrioceras* SARKAR, 1955.

Coupe-type : nous désignons comme coupe-type, les bancs n° 36/041 à 53-2/041 de la coupe n° 041 d'Angles (fig. 8), Alpes de Haute-Provence.

Les limites de la Zone à *Spathicrioceras angulicostatum* : cette zone débute avec l'apparition de l'espèce-index et se termine sous le banc où apparaît *Pseudothurmannia mortilleti*, espèce-index de la zone sus-jacente (fig. 8).

Divisions potentielles de la Zone à *Spathicrioceras angulicostatum* : la bipartition faunique de la Zone à *Spathicrioceras angulicostatum* nous permet d'envisager la possibilité d'utiliser des espèces-index subzonales.

Pseudothurmannia ohmi a déjà été utilisée comme espèce-index zonale [Hoedemaeker *et al.*, 1993 ; Hoedemaeker, 1995 ; 1998], puis abandonnée [Hoedemaeker et Rawson, 2000] ; Aguado *et al.* [2001] l'utilisent comme espèce-index subzonale et Company *et al.* [2002] la réutilisent actuellement comme espèce-index zonale. Bien que nous ayons récolté quelques spécimens rapportables à cette espèce, nous ne l'utiliserons pas pour les raisons suivantes :

– les spécimens les plus anciens récoltés, attribuables à *Pseudothurmannia ohmi*, sont peu fréquents par rapport aux *Spathicrioceras* associés ;

– il existe des formes souvent difficiles à classer entre les *Spathicrioceras* à tours sub-tangents et les *Pseudothurmannia* à tours tangents ;

– bien qu'utilisée antérieurement, cette espèce dont le type est mal conservé n'est pas encore bien connue et les spécimens figurés par les auteurs montrent une forte variabilité ornementale qui pourrait sortir du cadre des variations intraspécifiques.

L'espèce *Pseudothurmannia angulicostata* n'est pas encore révisée paléontologiquement ; les quelques spécimens récoltés, qu'il est possible de classer dans cette espèce, ne suffisent pas actuellement pour lui conférer un statut d'espèce-index subzonale.

Ces deux espèces qui apparaissent stratigraphiquement vers le milieu de la Zone à *Spathicrioceras angulicostatum* restent toutefois susceptibles d'acquiescer un statut d'espèces-index zonales ou subzonales après leur révision paléontologique.

Horizons de la Zone à *Spathicrioceras angulicostatum* : la SHA de *Pseudothurmannia ohmi* et celle de *Pseudothurmannia angulicostata* restent à localiser précisément. Seules la SHA de *Spathicrioceras angulicostatum* est utilisable actuellement.

• SHA de *Spathicrioceras angulicostatum*

Auteur : J. Vermeulen, ce travail.

Espèce-index : *Spathicrioceras angulicostatum* (KILIAN, 1888).

Position stratigraphique : banc n° 36/041, coupe n° 041, Angles, Alpes de Haute-Provence ; banc n° 189/042, ravin de Valbonnette près Barrême, Alpes de Haute-Provence.

Ammonitofaune de la Zone à *Spathicrioceras angulicostatum*.

Dans la partie inférieure de la zone, l'ammonitofaune est caractérisée par une nette dominance quantitative de l'espèce-index et des formes affines, qui sont associées à des espèces héritées de la zone sous-jacente. Nous y avons récolté *Spathicrioceras angulicostatum*, très fréquent, *Sornayites* sp., des spécimens pseudothurmanniformes tuberculés non décrits à ce jour, *Garroniceras* sp., *Garroniceras* gr. *seringei*, *Plesiospitidiscus subdifficile*, *Phyllopachyceras infundibulum* et *Neolissoceras grasianus*.

Dans la partie supérieure de la zone, les ammonites pseudothurmanniformes, sont très fréquentes et nous avons en particulier récolté *Pseudothurmannia pseudo-*

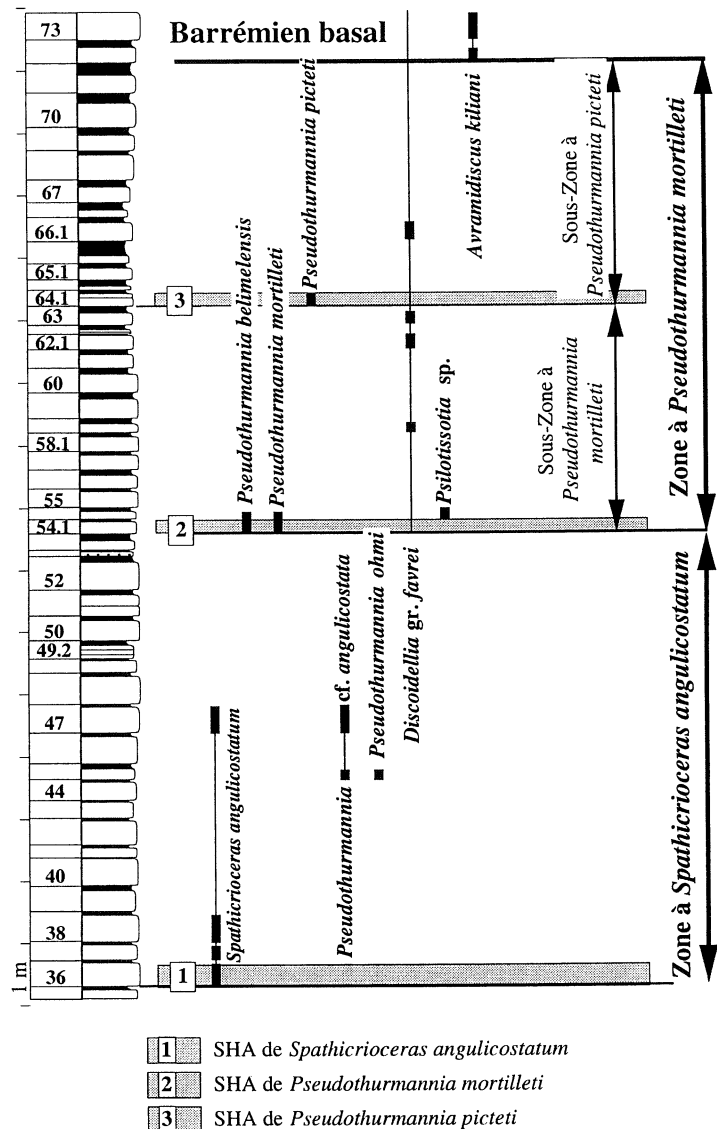


FIG. 8.— Biozonation de l'Hauterivien terminal : coupes-types de la Zone à *Spathicrioceras angulicostatum* et de la Zone à *Pseudothurmannia mortilleti*, coupe n° 041, Angles, Alpes de Haute-Provence.

malbosi, quelques spécimens morphologiquement très proches de l'holotype de *Pseudothurmannia angulicostata* et des spécimens attribuables à *Pseudothurmannia ohmi*. La faune associée est assez pauvre, mis à part quelques *Plesiospitidiscus* tardifs affines à *Plesiospitidiscus subdifficile*.

4.6. Zone à *Pseudothurmannia mortilleti*

Auteur : Aguado *et al.* [2001].

La Zone à *Pseudothurmannia mortilleti* proposée par les auteurs espagnols doit être amputée de sa partie inférieure, la Sous-Zone à *Pseudothurmannia ohmi*, car cette espèce apparaît bien avant *Pseudothurmannia mortilleti*, dans la Zone à *Spathicrioceras angulicostatum*.

J. VERMEULEN, ce travail		M. COMPANY <i>et al.</i> , 2002	
ZONES	SOUS-ZONES	ZONES	SOUS-ZONES
<i>Pseudothurmannia mortilleti</i>	<i>Pseudothurmannia picteti</i>	<i>Pseudothurmannia ohmi</i>	<i>Pseudothurmannia picteti</i>
	<i>Pseudothurmannia mortilleti</i>		<i>Pseudothurmannia catulloi</i>
<i>Spathioceras angulicostatum</i>			<i>Pseudothurmannia ohmi</i>
<i>Balearites balearis</i>		<i>Crioceratites balearis</i>	<i>Crioceratites angulicostatum</i>
			<i>Crioceratites kenkreli</i>
			<i>Crioceratites binelli</i>
			<i>Crioceratites balearis</i>

TABLEAU 2.— Corrélations entre les biozonations de l'Hauterivien supérieur *pro parte* proposées en France et en Espagne.

Identités spécifiques : *Balearites balearis* = *Crioceratites balearis* ; *Spathioceras angulicostatum* = *Crioceratites angulicostatum* ; *Pseudothurmannia mortilleti* = *Pseudothurmannia catulloi*.

Espèce-index : *Pseudothurmannia mortilleti* (Pictet & de Loriol, 1858). Dans la description originale, F. J. Pictet et P. de Loriol utilisent deux spécimens :

- un spécimen des Hivernages, Suisse, pour la description morphologique ;
- un spécimen des environs de Nice, France, non figuré, pour la description de la ligne de suture.

La bonne description morphologique et la figuration détaillée du spécimen des Hivernages désignent ce dernier comme l'holotype, par monotypie, de *Pseudothurmannia mortilleti* (Pictet & de Loriol, 1858). Le spécimen non figuré, ayant servi pour la description sommaire de la ligne de suture ne peut être pris en compte pour l'acception de cette espèce, d'autant plus qu'il ne serait ni conspécifique, ni congénérique (renseignement oral de M. Company).

Coupe-type : Nous désignons comme coupe-type, les bancs n° 54-1/041 à 71/041 de la coupe n° 041 d'Angles (fig. 8), Alpes de Haute-Provence.

Limites de la Zone à *Pseudothurmannia mortilleti* : la limite inférieure se situe dans le banc où apparaît l'espèce-index, *Pseudothurmannia mortilleti* ; la très forte fréquence de cette dernière y indique que cette limite est probablement épibolienne. La limite supérieure se situe dans le banc sous-jacent à celui dans lequel apparaît *Avramidiscus kiliani*, espèce-index de la zone basale du Barrémien inférieur (fig. 8).

Les sous-zones et les horizons de la Zone à *Pseudothurmannia mortilleti* : dans cette zone, nous distinguons deux sous-zones :

- la sous-zone inférieure, caractérisée par *Pseudothurmannia mortilleti* (Pictet & de Loriol, 1858) ;
- la sous-zone supérieure, caractérisée par *Pseudothurmannia picteti* SARKAR, 1955.

Chaque sous-zone est limitée, à sa base, par l'apparition de l'espèce-index sub-zonale, à son sommet, par le banc sous-jacent au banc dans lequel apparaît l'espèce-index de la sous-zone ou de la zone sus-jacente.

◇ Sous-Zone à *Pseudothurmannia mortilleti*

Auteurs : Aguado *et al.*, [2001].

Espèce-index : *Pseudothurmannia mortilleti* (PICTET & DE LORIO, 1858).

Coupe-type et horizon basal : dans la coupe-type d'Angles, cette sous-zone s'étend du banc n° 54-1/041 au banc n° 63/041. La SHA de *Pseudothurmannia mortilleti* est le banc n° 54-1/041, lequel caractérise donc la base de la zone et de la sous-zone de même nom. La haute fréquence de l'espèce-index dans la SHA nous porte à penser que l'apparition réelle de cette espèce-index se situe stratigraphiquement un peu plus bas.

◇ Sous-Zone à *Pseudothurmannia picteti*

Auteurs : Company *et al.*, 2002 (proposition identique à celle de ce travail, mais prioritaire).

Espèce-index : *Pseudothurmannia picteti* (SARKAR, 1955).

Coupe-type et horizon basal : dans la coupe-type d'Angles cette sous-zone s'étend du banc n° 64-1/041 au banc n° 71/041. La SHA de *Pseudothurmannia picteti* est le banc 64-1/041 ; elle marque la base de la sous-zone de même nom.

Ammonitofaune de la Zone à *Pseudothurmannia mortilleti* : la Sous-Zone à *Pseudothurmannia mortilleti* est caractérisée, notamment dans sa partie basale, par une très nette dominance de l'espèce-index et des espèces affines. Nous avons récolté *Pseudothurmannia belimelensis*, *Pseudothurmannia mortilleti*, *Pseudothurmannia sarasini* et *Pseudothurmannia simionescui* ; nous y avons également récolté *Buergliceras apenninica*, *Discoidellia vermeuleni*, un fragment de *Psilotissotia* indéterminable spécifiquement, *Hamiticeras crevolai* et des formes intermédiaires entre les *Plesiospitidiscus* et les premiers *Barremites*.

La Sous-Zone à *Pseudothurmannia picteti* est caractérisée par un changement important de l'ammonitofaune [Lapeyre et Thomel, 1974 ; Vermeulen, 1975 ; Breskovski, 1975 ; Avram, 1983 ; Hoedemaeker, 1995] ; à l'espèce-index sont associées des espèces nouvelles dont certaines vont perdurer dans le Barrémien. Nous avons récolté *Pseudothurmannia picteti*, *Emericiceras honnoratianus*, *Acrioceras tabarelli* (forme primitive), *Acrioceras mucklae*, *Hamulina astieri*, *Paraspiticeras guerinianus*, *Vasicekites evolutus*, *Discoidellia favrei*, des formes intermédiaires entre les *Plesiospitidiscus* et les premiers *Barremites* et de vrais *Barremites*. La partie terminale de cette sous-zone est assez pauvre en ammonites ; nous y avons récolté *Karsteniceras pumilum*, *Discoidellia favrei*, *Discoidellia* sp. nov. et *Barremites* aff. *psilotatum*.

Modifications biostratigraphiques potentielles de la Zone à *Pseudothurmannia mortilleti* : bien que cette zone ait un nombre de banc comparable à celui des deux zones qui l'encadrent, nous serions favorables à l'élévation au rang de zone de la Sous-Zone à

Pseudothurmannia picteti, car la faune d'ammonites qu'elle renferme est bien différente, à la fois de celle de la Sous-Zone à *Pseudothurmannia mortilleti* et de celle de la Zone à *Avramidiscus kiliani* sus-jacente.

Remarques : les résultats de nos recherches sur l'Hauterivien terminal, exposés dans ce travail, sont remarquablement concordants avec ceux obtenus, indépendamment, par l'équipe de nos confrères de Grenade, Espagne [Company *et al.*, 2002]. Les quelques différences existantes entre les deux biozonations proposées (tableau 2) amèneront, nous en sommes persuadés, des discussions amicales et fructueuses, qui permettront d'aller vers l'établissement d'une biostratigraphie ammonitique fiable et stable de l'Hauterivien terminal méditerranéen.

4.7. Conclusions sur la biochronostratigraphie de l'Hauterivien supérieur

La partie supérieure de l'Hauterivien, notamment celle couvrant les Zones à *Subsainella sayni*, à *Plesiospitidiscus ligatus* et à *Balearites balearis*, n'a encore été que peu étudiée. Peu d'espèces ont été révisées et bien figurées. Nos recherches confirment l'utilisation de *Subsainella sayni*, *Plesiospitidiscus ligatus* et *Balearites balearis* comme espèces-index, mais la recherche des apparitions réelles de *Subsainella sayni* et *Plesiospitidiscus ligatus* doit être poursuivie.

Spathicrioceras angulicostatum est une espèce-index facilement identifiable par son déroulement et son ornementation pseudothurmanniforme ; son utilisation en tant qu'espèce-index zonale permet de regrouper toutes les espèces d'ammonites pseudothurmanniformes dans les deux zones de l'Hauterivien terminal.

Pseudothurmannia mortilleti est bien appréhendée par les auteurs, notamment depuis la révision de cette espèce [Cecca *et al.*, 1998].

Les biohorizons reconnus au sein des différentes zones et sous-zones (tableau 3) permettent d'affiner la biozonation de tout l'Hauterivien supérieur et les recherches ultérieures permettront certainement d'en repérer de nouveaux.

5.— LES ZONES, SOUS-ZONES ET HORIZONS DU BARRÉMIEN INFÉRIEUR

Dans la biozonation du Barrémien basal proposée antérieurement [Vermeulen 1996 a ; 1998 b ; 1998 c] nous avons utilisé la Zone à *Taveraidiscus hugii*, préconisée par les différentes conférences réalisées sous l'égide des P.I.C.G. [Digne, 1990 ; Mula, 1992 ; Vienne, 2000]. Nous rejetons comme index de zone cette espèce pour les raisons suivantes :

– la conception initiale de l'espèce index *Taveraidiscus hugii*, par le créateur de la zone [Busnardo, 1984],

ZONES	STRATES-HORIZONS			
	ESPECES-INDEX	BANCS REPERES		
<i>Pseudothurmannia mortilleti</i>	SHA <i>Pseudothurmannia picteti</i>	Angles 041 64-1b/041	0410	Autres 219/042
	SHA <i>Pseudothurm. mortilleti</i>	54-1/041		
<i>Spathicrioceras angulicostatum</i>				
	SHA <i>Spathicrioc. angulicostatum</i>	36/041		189/042
<i>Balearites balearis</i>				
	SHA ? <i>Balearites balearis</i>	3/041	167/0410	44/049
<i>Plesiospitidiscus ligatus</i>				
	SHA <i>Plesiospitidiscus ligatus</i>		147/0410	129/0413
<i>Subsaynella sayni</i>	SHMA <i>Subsaynella begudensis</i>		143/0410	127/0413
	SHA <i>Cruasicerias cruasensis</i>			115/0413
<i>Lyticoceras nodosoplicatum pro parte</i>				

TABLEAU 3.— Biostratigraphie de l'Hauterivien supérieur téthysien méditerranéen.

Code des coupes : 041, stratotype d'Angles ; 042, Valbonnette près Barrême ; 049, coupe entre Clausson et le Collet des Boules ; 0410 les Ribas près Demandolx ; 0413, le Collet des Boules près Peyroules ; 831, le Clos de Barral près La Bastide.

diffère de celle qui prévaut actuellement [Hoedemaeker *et al.*, 1993 ; Hoedemaeker, 1995 ; Company *et al.*, 1995 ; Vermeulen, 1996 a ; 1998 b ; 1998c]. Lors d'une étude commune sur la limite Hauterivien-Barrémien [Busnardo et Vermeulen, 1986], notre confrère avait identifié des spécimens de cette espèce par rapport aux spécimens les plus nombreux figurés par Ooster [1860]. Or, V. Tzankov a désigné comme lectotype le spécimen figuré par W. Ooster, Pl. 24, fig. 11, seul spécimen figuré par ce dernier qui s'écarte notablement par son ornementation du reste de la population originale ; cette désignation exclut donc de l'espèce *Taveraidiscus hugii*, à l'exception du lectotype, tous les spécimens figurés sous ce nom par W. Ooster ;

– *Taveraidiscus hugii* (*auct. sensu*) est une espèce qui, dans le Barrémien basal, reste assez rare par rapport à la faune associée ; cette basse fréquence en fait un mauvais index de zone ;

– La révision paléontologique de *Taveraidiscus hugii* n'a pas encore été réalisée. Nous avons étudié un moulage du lectotype et, contrairement à l'acception actuelle des auteurs, l'espèce « *Avramidiscus* » *oosteri* n'est pas congénérique de *Taveraidiscus hugii*.

– des spécimens affines à *Taveraidiscus hugii* [conception Hoedemaeker, 1995] ont été récoltés à la base de la Zone à *Nicklesia pulchella* dans la coupe stratotypique d'Angles.

Pour remplacer cette espèce-index problématique, nous avons recherché une espèce ubiquiste, fréquente dès le Barrémien basal, facile à identifier et de position taxinomique établie. Ces critères nous font choisir *Avramidiscus kiliani* (PAQUIER, 1900) comme espèce-index de la première zone du Barrémien.

5.1. Zone à *Avramidiscus kiliani*

Auteur : Busnardo [1965 a, p. 114] a proposé *Avramidiscus kiliani* comme espèce-index d'une zone basale du Barrémien, puis ensuite, dans le même travail, cet auteur a également proposé cette espèce comme index d'une sous-zone basale [Busnardo, 1965 b, p. 164, 165]. Ces deux unités stratigraphiques non définies par leurs limites, par une coupe de référence et par leur faune n'ont donc n'a pas été retenues lors des conclusions générales du colloque de Lyon [Collignon *et al.*, 1965, p. 832] ; d'autre part, dans le stratotype

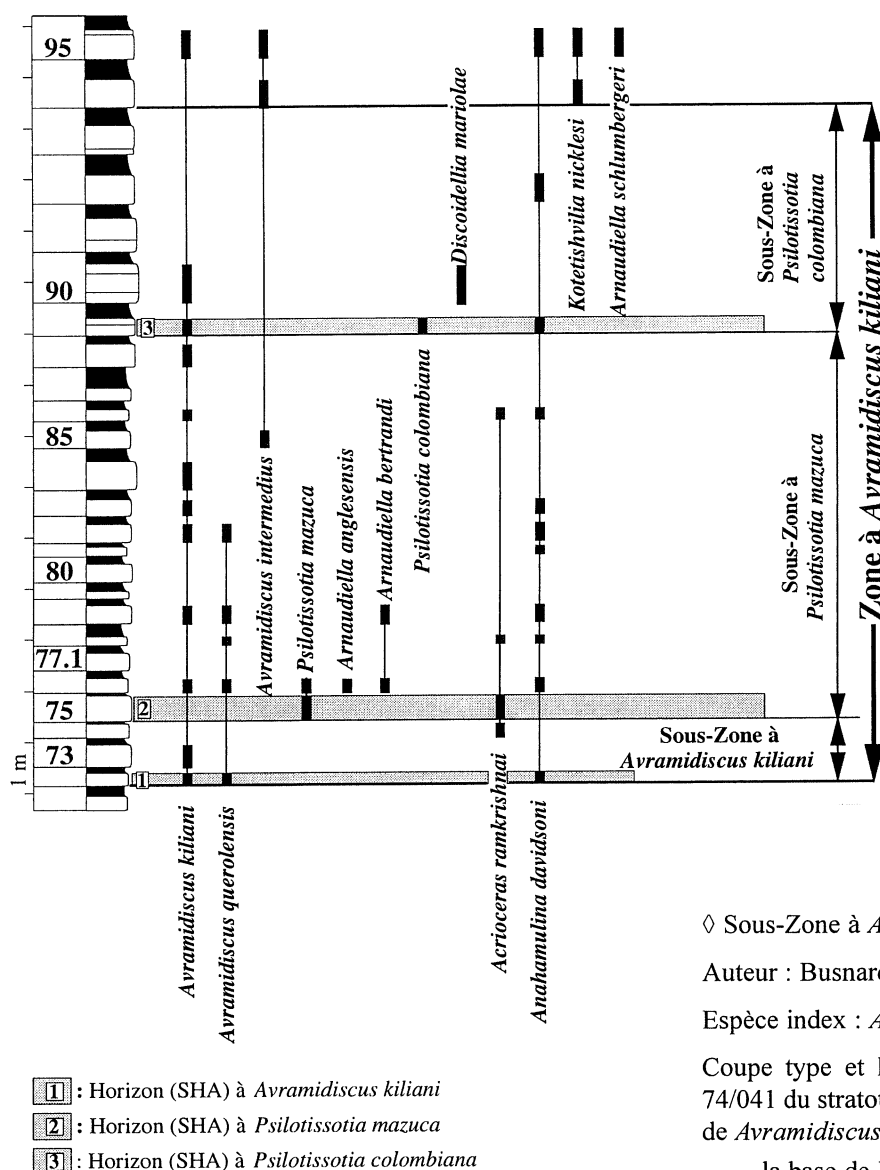


FIG. 9.— Répartition de quelques ammonites dans la coupe-type de la Zone à *Avramidiscus kiliani*, coupe n° 041, stratotype d'Angles.

d'Angles, Busnardo [1965 a, p. 106 et tableau 1], définit la Zone à *Avramidiscus kiliani* du banc n° 83/041 au banc n° 97/041, alors qu'il place la limite inférieure du Barrémien vers le milieu de la première invisibilité [Busnardo, 1965 a, dépliant], soit plus de quinze bancs plus bas que l'apparition notée par lui, de l'espèce-index de la zone basale ! Malgré toutes ces imperfections notables, nous reconnaissons R. Busnardo comme auteur du concept de la Zone à *Avramidiscus kiliani* ; nous en précisons ici les limites et l'ammonitofaune.

Espèce-index : *Avramidiscus kiliani* (PAQUIER, 1900). L'espèce-index n'a pas encore été révisée paléontologiquement. Nous la classons dans le genre *Avramidiscus* VERMEULEN, 1996. Les déterminations de cette espèce par les auteurs sont dans l'ensemble concordantes. Sa fréquence est élevée tant dans le bassin que sur la plate-

forme ; elle a été récoltée en France, en Espagne et en Algérie. Sa présence dans toute la Téthys méditerranéenne est hautement probable, du fait de la haute fréquence des *HOLCODISCIDAE* au sein de l'ammonitofaune barrémienne en Roumanie et en Bulgarie.

Coupe-type : nous désignons comme coupe-type les bancs n° 72/041 à 93/041 du stratotype d'Angles (fig. 9), Alpes de Haute-Provence. Le banc n° 72/041 qui marque la limite inférieure de cette zone, marque aussi par conséquent la limite inférieure de l'étage Barrémien.

Sous-zones et horizons : la Zone à *Avramidiscus kiliani* est divisée en trois sous-zones : une Sous-Zone basale à *Avramidiscus kiliani* s. str., une Sous-Zone médiane à *Psilotissotia mazuca* et une Sous-Zone sommitale à *Psilotissotia colombiana*.

◇ Sous-Zone à *Avramidiscus kiliani*

Auteur : Busnardo [1965 b, p. 164, 165].

Espèce index : *Avramidiscus kiliani* (PAQUIER, 1900).

Coupe type et horizon basal : bancs n° 72/041 à n° 74/041 du stratotype d'Angles. Le banc n° 72/041, SHA de *Avramidiscus kiliani*, marque à la fois :

- la base de l'étage Barrémien ;
- la base de la Zone à *Avramidiscus kiliani* ;
- la base de la Sous-Zone à *Avramidiscus kiliani*.

Contenu faunique : l'espèce-index, assez rare dans le banc n° 72/041, devient fréquente à partir du banc n° 73/041. Dans cette sous-zone, l'espèce-index est associée à « *Avramidiscus* » *oosteri*, « *Avramidiscus* » *hugii sensu* Hoedemaeker [1995], *Paraspticerus pachycyclus*, *Anahamulina davidsoni*, *Actioceras mucklae*, *Discoidella favrei* et des *Barremites* peu évolués.

◇ Sous-Zone à *Psilotissotia mazuca*

Auteur : nous ramenons la Zone à *Psilotissotia mazuca* [Vermeulen, 1996 a, p. 201] au rang de sous-zone.

Espèce index : *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880).

Coupe type et horizon basal : la coupe-type de la sous-zone s'étend du banc n° 75/041 au banc n° 88/041 du stratotype d'Angles [Vermeulen, 1996 a, p. 201]. Le banc n° 75/041, SHA de *Psilotissotia mazuca*, marque la base de la sous-zone [Vermeulen, 1998 b, p. 103].

Contenu faunique : dans le stratotype d'Angles, l'espèce-index sub-zonale est associée en particulier à *Arnaudiella bertrandi*, *Arnaudiella anglesense*, *Anahamulina davidsoni*, *Acrioceras ramkrishnai*, *Hamulina astieri*, *Avramidiscus kiliani*, *Emericiceras gr. thiollierei*, *Emericiceras emerici*, *Hamulinites munieri*, *Eulytoceras anysoptychum*, *Protetragonites crebisulcatum*, et de nombreux BARREMITIDAE. Le reste de l'ammonitofaune de cette sous-zone est constitué de *Avramidiscus querolensis*, *Acrioceras tabarelli*, *Emericiceras thiollierei*, *Emericiceras* aff. *koechlini*, *Anahamulina* gr. *distans*, *Euphyloceras semistriatus*, *Eulytoceras* aff. *inaequalicostatus* et *Discoidellia* aff. *cocentainensis*.

◇ Sous-Zone à *Psilotissotia colombiana*

Auteur : Vermeulen [1996 a], en tant que zone. La Zone à *Psilotissotia colombiana* [Vermeulen, 1996 a, p. 201] est ici ramenée au rang de sous-zone.

Espèce index : *Psilotissotia colombiana* (D'ORBIGNY, 1842).

Coupe type et horizon basal : du banc n° 89/041 au banc n° 94/041 du stratotype d'Angles [Vermeulen, 1996 a, p. 201]. Le banc n° 89/041, SHA de *Psilotissotia colombiana*, marque la base de la sous-zone. Cet horizon est corrélable avec le banc 121b/831 du Clos de Barral près La Bastide, Var [Vermeulen, 1996 a, p. 201].

Ammonitofaune : dans cette sous-zone ont été récoltés *Psilotissotia colombiana*, *Anahamulina davidsoni*, *Hamulina astieri*, *Anahamulina* gr. *cincta*, *Emericiceras emerici*, *Emericiceras thiollierei*, *Emericiceras* gr. *koechlini*, *Emericiceras* cf. *fissicostatum*, *Acrioceras tabarelli*, *Acrioceras ramkrishnai*, *Lytocrioceras jauberti*, *Hypophylloceras semistriatus*, *Puezalpella biassalense*, *Avramidiscus kiliani*, *Avramidiscus vandenheckei*, *Arnaudiella wiedmanni*, *Torcapella* cf. *grossouvrei*, *Barremites psilotatum* et *Kotetishvilia primitiva*.

5.2. Zone à *Kotetishvilia nicklesi*

Auteur : Vermeulen [1990], dans son sens actuel.

Cette zone est actuellement admise et utilisée par les stratigraphes du Crétacé inférieur ; elle correspond de nouveau, dans son extension stratigraphique, à la Zone à *Kotetishvilia nicklesi* que nous avons proposée en 1990 lors de la conférence du P.I.C.G. à Digne, Alpes de Haute-Provence, depuis la reconnaissance récente (11 Juillet 2002), par le L. C. A. W. G., de la Zone à *Nicklesia pulchella*.

Espèce-index : *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903). Les excellentes figurations originales [*Pulchellia compressissima* in Nicklès 1890, 1894] et celles plus récentes [Vermeulen, 1996 a ; 1997 b ; 1998 b ; 2001 b] permettent une détermination aisée de l'espèce index dont la répartition géographique couvre une grande

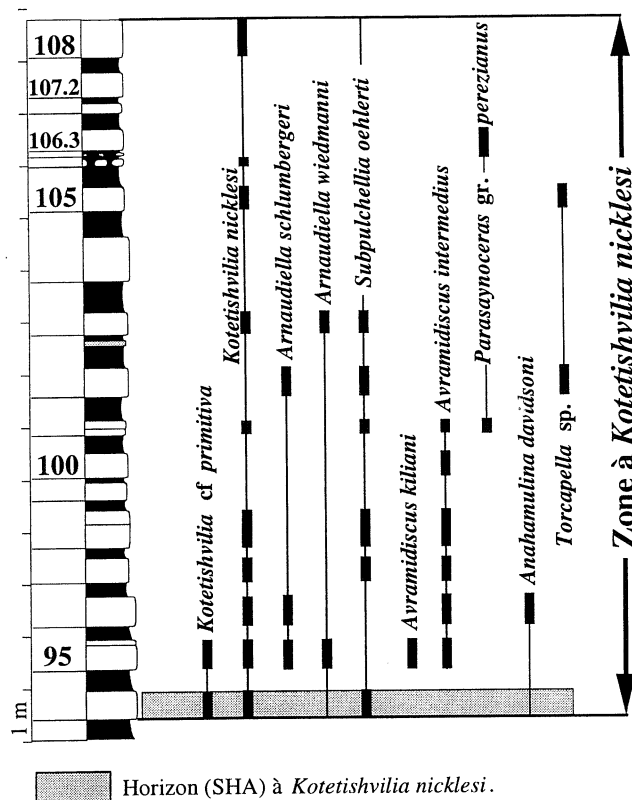


FIG. 10. – Répartition de quelques ammonites dans la coupe-type de la Zone à *Kotetishvilia nicklesi*, coupe n° 041, stratotype d'Angles.

partie de l'aire téthysienne méditerranéenne. Sa fréquence est élevée tant dans le bassin que sur la plateforme. *Kotetishvilia nicklesi* est associée, à la base de la zone qu'elle caractérise, à des spécimens de son espèce mère *Kotetishvilia primitiva*, qui indiquent une parenté *Arnaudiella* – *Kotetishvilia*.

Coupe type de la Zone à *Kotetishvilia nicklesi* : la coupe-type s'étend du banc n° 94/041 au banc n° 108/041 de la coupe stratotypique d'Angles (fig. 10). La découverte récente de *Nicklesia pulchella* dans le banc 109-1/041 implique la fixation d'une limite supérieure de la coupe-type de la Zone à *Kotetishvilia nicklesi* au banc n° 108/041.

Les horizons de la Zone à *Kotetishvilia nicklesi* : nous avons distingué deux horizons dans cette zone, l'Horizon à *Kotetishvilia nicklesi* et l'Horizon à *Almohadites camelinus* [Vermeulen, 1998 b, p. 103, 104].

Le banc n° 94/041, SHA de *Kotetishvilia nicklesi*, marque la base de la zone ; il est corrélé, au banc n° 122/831 de la coupe du Clos de Barral près La Bastide, Var.

La SHA de *Almohadites camelinus* se situe au sommet de la zone ; cet horizon est positionné au banc n° 134a/831 de la coupe du Clos de Barral près La Bastide et au banc n° 17a/062 de la coupe de Saint-Martin près Escagnolles. Un spécimen non en place a été récolté aux environs du banc 105/041 de la coupe stratotypique d'Angles.

Ammonitofaune : les espèces héritées des niveaux sous-jacents et disparaissant dans la Zone à *Kotetishvilia nicklesi* sont *Emericiceras emerici*, *Emericiceras koechlini*, *Emericiceras* cf. *fissicostatum*, *Acrioceras ramkrishnai*, *Acrioceras tabarelli*, les formes tardives d'*Avramidiscus kiliani*, à surélévations costales plus faibles et s'atténuant rapidement, *Avramidiscus vandenheckei*, *Hamulina astieri*, *Anahamulina davidsoni*, *Anahamulina cincta*, *Arnaudiella wiedmanni*, *Barremites psilotatum*, *Psilotissotia colombiana* et *Lytocrioceras jauberti*.

Les espèces cantonnées dans cette zone sont *Kotetishvilia nicklesi* (formes de petite taille), *Arnaudiella schlumbergeri*, *Almohadites camelinus*, *Emericiceras bouladouxae*, *Emericiceras mahadevai*, *Acrioceras anglesensis* et peut-être *Lytocrioceras vocontiense* [Ebbo et al., 2000, p. 5, 7].

Les espèces passant dans la Zone à *Nicklesia pulchella* sont *Kotetishvilia nicklesi*, formes de grande taille, *Subpulchellia oehlerti*, *Parasaynoceras* aff. *perezianus*, *Hamulinites parvulus*, *Anahamulina* gr. *distans*, *Acrioceras terveri*, *Emericiceras thiollierei*, *Hypophylloceras semistriatus* et *Eulytoceras anysoptychum*.

Nous avons également récolté dans cette zone, *Heminautilus* aff. *saxbii*, *Phyllopachyceras infundibulum*, *Euphyllloceras terveri* et *Protetragonites crebisulcatum*. La première phase de développement notable, assez modeste cependant, du genre *Torcapella*, se situe dans la partie sommitale de la Zone à *Kotetishvilia nicklesi* ; ces formes n'ont pas encore été étudiées à ce jour.

5.3. Zone à *Nicklesia pulchella*

Auteur : le concept de Zone à *Nicklesia pulchella* est ancien ; Busnardo [1965] l'a utilisé sans pour autant définir précisément les limites et le contenu faunique de cette zone. Nous avons défini [Vermeulen, 1980 a ; 1980 b] une zone biostratigraphique homophylétique à *Pulchella* définie par sa limite supérieure correspondant à la disparition de l'espèce-index ; cette pratique n'est plus en vigueur. Dans sa conception actuelle, nous avons proposé la Zone à *Nicklesia pulchella* lors de la conférence du P.I.C.G. 262 à Digne [1990], Alpes de Haute-Provence.

Espèce-index : *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841). L'étude de cette espèce, dans sa localité type du ravin de Savoye près Castellane [Vermeulen 1980 a], et nos figurations récentes [Vermeulen 1996 a, 1997 a, 1998 b] permettent de se faire une idée précise sur sa position stratigraphique et sur sa variabilité intraspécifique. Des individus d'un tour de spire au moins sont cependant recommandés pour des déterminations fiables car la confusion avec des fragments d'espèces affines au stade adulte tardif est possible pour les non spécialistes. L'ubiquité remarquable de cette espèce et sa fréquence

élevée tant dans le bassin que sur la plate-forme en font un excellent index de zone. Comme *Kotetishvilia nicklesi*, *Nicklesia pulchella* permet des corrélations précises à grande distance.

Coupe type : Coupe n° 041, Stratotype d'Angles, bancs 109-1/041 à 112-4 /041 (fig. 11). De nombreux bancs n'ont pas été repérés lors du lever initial du stratotype et la totalité de la zone est comprise dans l'invisibilité de la Combe-Lambert [Busnardo, 1965 a, p. 106 et tab. 1]. Nous avons mis à jour les bancs de cette zone et, contrairement à ce que pourrait laisser penser la numérotation initiale des bancs de la coupe stratotypique, la Zone à *Nicklesia pulchella* est représentée dans celle-ci par 19 bancs. Afin de respecter la numérotation initiale, il a été nécessaire de réunir plusieurs bancs sous un même numéro. Les numéros 109, 110, 111 et 112 correspondent respectivement à 4, 4, 7 et 7 bancs [Vermeulen, 1996 a, p. 202, fig. 1] qui sont repérés par un numéro complémentaire.

Coupe référentielle complémentaire : la coupe n° 044 (fig. 12), située en domaine hémipélagique, est la localité-type de l'espèce-index, *Nicklesia pulchella* [d'Orbigny, 1841 ; Vermeulen, 1980 a] ; suffisamment dilatée, elle peut servir de coupe de référence complémentaire. Son étude exhaustive reste à faire.

Limites de la Zone à *Nicklesia pulchella* : nous avons précisé la limite inférieure de cette zone, lors de recherches communes avec F. Néel, par la découverte de l'espèce-index dans le banc 109-1/041. La découverte d'un spécimen de *Kotetishvilia compressissima*, espèce-index de la zone sus-jacente, dans le banc 112-5/041 a permis également de préciser la limite supérieure de la zone. Dans sa coupe-type, la limite inférieure de cette zone est le banc n° 109-1/041 et sa limite supérieure se situe au sommet du banc n° 112-4/041. La limite inférieure de la zone est également située dans le banc n° 122/044 de la coupe du ravin de Savoye, localité-type de l'espèce-index, et dans le banc n° 134 b/831 de la coupe du Clos de Barral.

Horizons de la Zone à *Nicklesia pulchella* : l'Horizon à *Nicklesia pulchella* [Vermeulen, 1997 a, p.105 ; 1998 b, p. 104], qui est la SHA de l'espèce-index et qui marque donc la base de la Zone à *Nicklesia pulchella*, correspond au début de la phase acméique de l'espèce-index. Sa position est ramenée au banc 109-1/041 du stratotype d'Angles et, par corrélation, il est étendu au banc 134b/831 du Clos de Barral près La Bastide, Var, et au banc 122/044 du ravin de Savoye près Castellane, Alpes de Haute-Provence.

Dans la coupe n° 044 du ravin de Savoye, nous avons localisé la SHMA de l'espèce-index dans le banc n° 125/044. Une corrélation avec la coupe-type reste à faire, probablement avec le banc n° 109-3/041.

Ammonitofaune : les espèces héritées des niveaux sous-jacents et disparaissant dans la partie basale de la zone sont les formes tardives de *Kotetishvilia nicklesi*, de taille plus grande que celle des spécimens de la zone

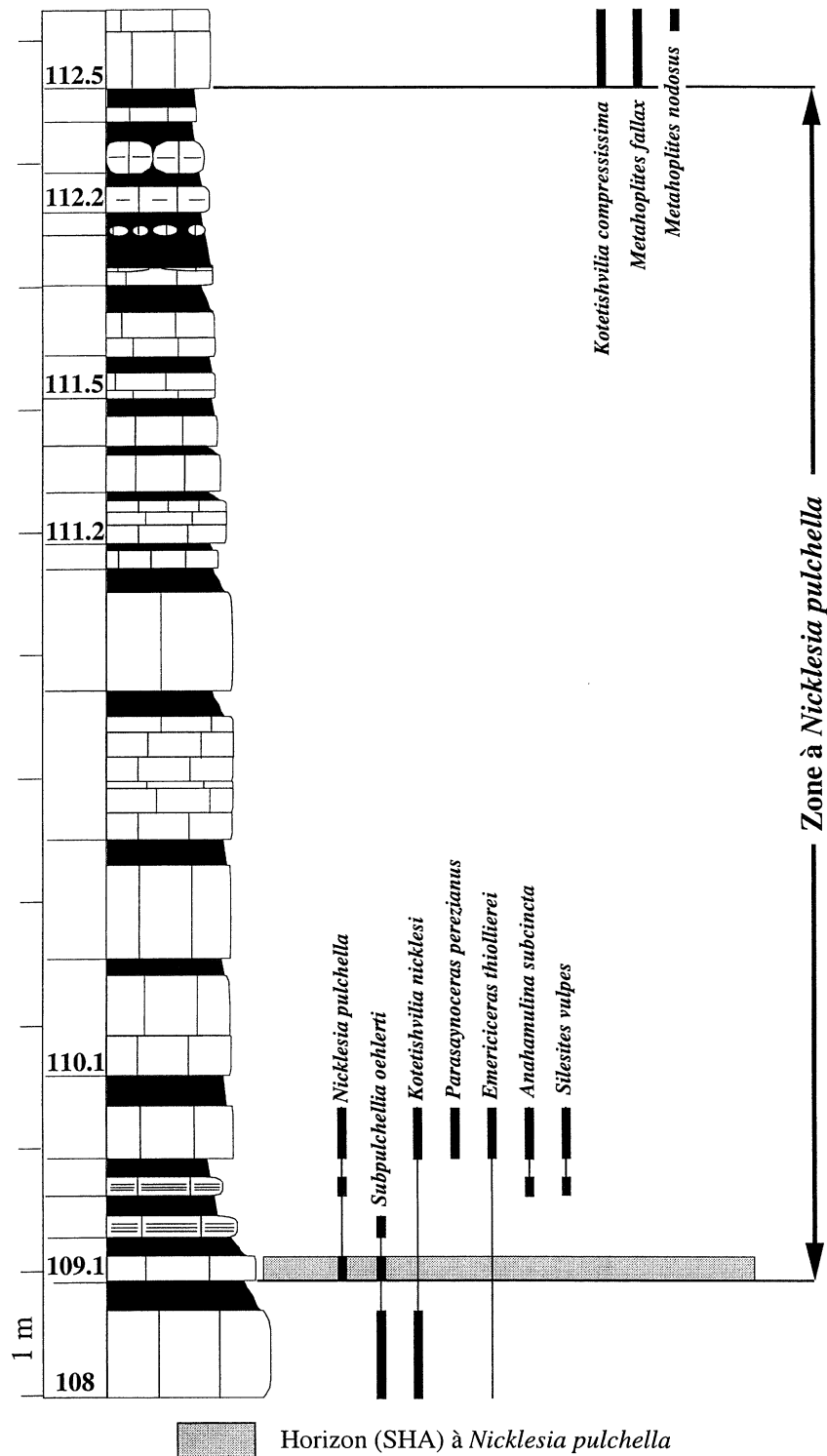


FIG. 11.— Répartition de quelques ammonites dans la coupe-type de la Zone à *Nicklesia pulchella*, coupe n° 041, stratotype d'Angles.

sous-jacente, *Kotetishvilia leroyi*, *Subpulchellia oehlerti*, *Parasaynoceras* aff. *perezianus*, *Hamulinites parvulus*, *Acrioceras terveri*, *Emericiceras thiollierei* et probablement *Eulytoceras anysoptychum*.

Les espèces cantonnées dans cette zone sont *Nicklesia pulchella*, *Kotetishvilia* sp. nov., *Subpul-*

chellia argoti, *Subpulchellia* sp. nov., *Paraspiticerus* sp. nov., *Anahamulina subcineta*, *Dissimilites dissimilis* et *Eulytoceras subsequens*. *Davidiceras potieri* se développe dans cette zone ; il est apparenté à des spécimens affines de l'extrême sommet de la Zone à *Kotetishvilia nicklesi* dont le statut conspécifique reste à établir.

Les espèces passant dans la Zone à *Kotetishvilia compressissima* sont *Silesites vulpes*, *Parasaynoceras perezianus*, *Avramidiscus seunesi*, *Anahamulina subcincta* et, peut-être, quelques morphotypes tardifs à ventre sub-aplati de *Nicklesia pulchella* qui sont présents dans les bancs condensés des dépôts de plate-forme.

Les premiers HETEROCERATIDAE barrémiens apparaissent dans cette zone et nous avons récolté des fragments de *Moutoniceras* aff. *hourcqi*, ainsi que de *Moutoniceras* sp., non attribuables aux espèces connues dans la littérature.

Les modifications fauniques importantes se déroulant dans la Zone à *Nicklesia pulchella*, ainsi que la haute fréquence de l'espèce-index, étaient en contradiction flagrante [Vermeulen, ce travail, chap. 2, § 2.2.3.] avec le choix des conférences P.I.C.G. [Mula, 1992 ; Vienne, 2000] qui avaient proposé de ramener cette zone au rang d'horizon.

5.4. Zone à *Kotetishvilia compressissima*

Auteurs : la Zone à *Kotetishvilia compressissima* [espèce *sensu* d'Orbigny, 1841], telle qu'elle est conçue ici, est proche de celle proposée par Company *et al.* [1995, p. 249] qui doivent donc être considérés comme les auteurs de cette unité biostratigraphique ; c'est, par la qualité de son espèce-index et par sa faune, une biochronozone facile à repérer et à utiliser.

Espèce-index : *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841). Il peut paraître étonnant que cette espèce si souvent citée ait fait l'objet de déterminations erronées et ait été si souvent confondue avec *Kotetishvilia nicklesi*. L'holotype, qui à l'origine faisait partie de la collection Duval, fut considéré longtemps comme perdu et cette considération en est en partie la cause. Nous l'avons retrouvé en 1975 dans la collection d'Orbigny et figuré ultérieurement [Vermeulen 1980 a, Pl.1, fig. 1 à 4]. La révision de l'holotype, ainsi que les spécimens que nous avons figurés [Vermeulen, 1996 a, 1997 b, 1998 b, 1999 et 2001b], permettent de bien appréhender les caractéristiques morphologiques de cette espèce ainsi que sa variabilité morphologique. *Kotetishvilia compressissima* semble cantonnée au domaine téthysien méditerranéen et tous les spécimens colombiens figurés sous ce nom appartiennent en fait au genre *Gerhardtia*. *Kotetishvilia compressissima* est fréquente tant dans le bassin que sur la plate-forme. Elle est issue de *Kotetishvilia nicklesi*.

Coupe-type de la Zone à *Kotetishvilia compressissima* : coupe n° 041, Stratotype d'Angles [Vermeulen 1996 a, p. 203 ; ce travail, fig. 13], bancs n° 112-5/041 à 124/041. La limite inférieure de la coupe type a été déplacée au banc n° 112-5/041 dans lequel nous avons trouvé un spécimen de *Kotetishvilia compressissima*. La phase acméique de l'espèce-index débute un peu plus

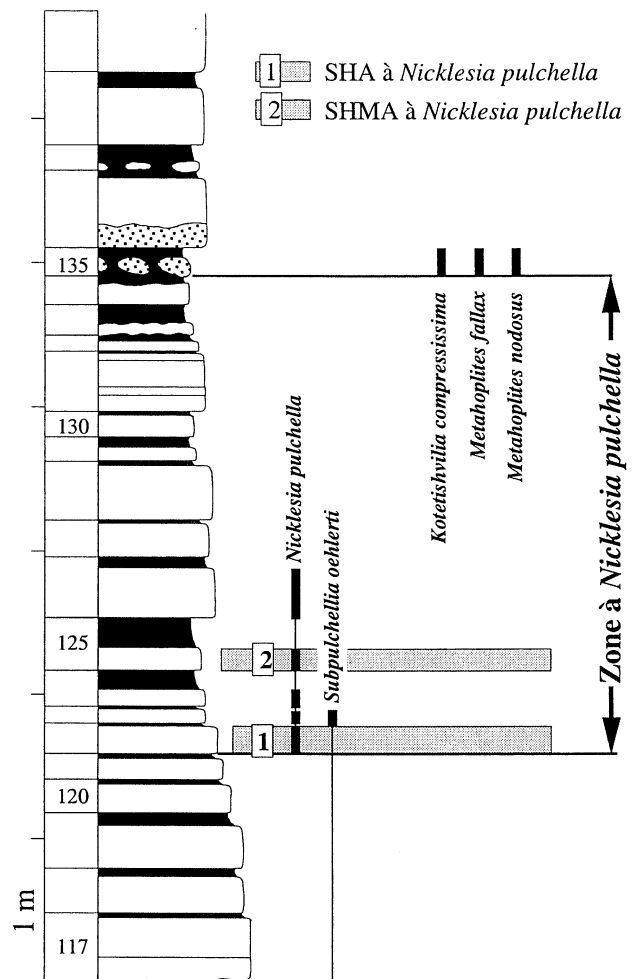


FIG. 12. – La Zone à *Nicklesia pulchella* dans la localité type de l'espèce-index, coupe n° 044, Ravin de Savoye près Castellane.

tard, dans le banc 115 de la coupe type, soit sept bancs plus haut.

Les sous-zones de la Zone à *Kotetishvilia compressissima* : nous distinguons deux sous-zones :

- la Sous-Zone à *Kotetishvilia compressissima* ;
- la Sous-Zone à *Subtorcapella defayi*.

◇ Sous-Zone à *Kotetishvilia compressissima*

Auteur : J. Vermeulen, ce travail.

Espèce-index : *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841).

Coupe-type : nous désignons comme coupe-type de la Sous-Zone à *Kotetishvilia compressissima* la partie inférieure de la coupe-type de la zone de même nom, du banc n° 112-5/041 au banc n° 119/041.

◇ Sous-Zone à *Subtorcapella defayi*

Auteur : J. Vermeulen, ce travail.

Espèce-index : *Subtorcapella defayi* sp. nov.

Afin de valider cette sous-zone et son espèce-index, nous décrivons cette espèce nouvelle en fin de paragraphe.

Coupe-type : nous désignons comme coupe-type de la Sous-Zone à *Subtorcapella defayi*, la partie supérieure de la coupe-type de la Zone à *Kotetishvilia compressissima*, du banc n° 120/041 au banc n° 124-2/041 (fig. 13).

Les horizons de la Zone à *Kotetishvilia compressissima* : cinq horizons sont distingués dans cette zone, l'Horizon (SHA) à *Metahoplites fallax* et *Metahoplites nodosus*, l'Horizon (SHMA) à *Kotetishvilia compressissima*, l'Horizon (SHA) à *Holcodiscus caillaudianus*, l'Horizon (SHMA) à *Heinzia communis* dans la Sous-Zone à *Kotetishvilia compressissima*, et l'Horizon (SHA) à *Subtorcapella defayi* dans la Sous-Zone à *Subtorcapella defayi*.

- Horizon (SHA) à *Metahoplites fallax* et *Metahoplites nodosus*

Auteurs : Company *et al.*, 1995.

Espèces-index : *Metahoplites fallax* (COQUAND, 1879 in MATHERON) associée à *Metahoplites nodosus* (KARAKASCH, 1907).

Position stratigraphique : banc 112-5/041, stratotype d'Angles ; banc 135/044, coupe n° 044, Ravin de Savoye près Castellane ; banc condensé n° 135/831, coupe du Clos de Barral près La Bastide.

La base de la Zone à *Kotetishvilia compressissima* est marquée par l'Horizon (SHA) à *Metahoplites fallax* et *Metahoplites nodosus* [Company *et al.*, 1995]. Dans cet horizon, *Kotetishvilia compressissima* est rare en milieu de bassin et, le plus souvent, il faudra se servir des deux espèces-index de l'horizon pour pouvoir caractériser la base de la zone. Les données que nous possédons actuellement montrent également que ces deux espèces du genre *Metahoplites* sont très fréquemment associées en domaine de plate-forme à de nombreuses *Kotetishvilia compressissima*, dans des gisements où la condensation est faible à importante ; cette association à haute fréquence relative de l'espèce-index peut être interprétée par une condensation plus ou moins importante, entraînant une superposition plus ou moins importante des épiboles de ces trois espèces. Cette hypothèse est étayée par le fait que dans le stratotype d'Angles, l'horizon à *Metahoplites fallax* et *Metahoplites nodosus* est séparé de la base de l'épibole de *Kotetishvilia compressissima* par seulement sept bancs. L'association de type « plate-forme » se trouve notamment dans les coupes n° 831 du Clos de Barral et n° 044 du ravin de Savoye (France) et dans celle de Foncalent (Espagne), où la condensation de la base de la Zone à *Kotetishvilia compressissima* est manifeste

- Horizon (SHMA) à *Kotetishvilia compressissima*

Auteur : Vermeulen [1998 b, p. 104].

Espèce-index : *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841).

Position stratigraphique : banc n° 116/041 du stratotype d'Angles ; cet horizon est inclus dans le banc condensé n°135/831, de la coupe du Clos de Barral près la Bastide, Var.

- Horizon (SHA) à *Holcodiscus caillaudianus*.

Auteur : J. Vermeulen [1998 b, p.104] dans sa conception actuelle.

Cet horizon est le même que l'ancien Horizon à *Holcodiscus caillaudianus* et *Nicklesia didayana* ; il est ici renommé Horizon à *Holcodiscus caillaudianus*. Nous renvoyons le lecteur au chapitre 2 § 2 (2.2) pour des informations complémentaires.

Espèce-index : *Holcodiscus caillaudianus* (D'ORBIGNY, 1850)

Position stratigraphique : banc n° 136/831, le Clos de Barral près la Bastide, Var. L'apparition d'*Holcodiscus caillaudianus* (forme type) définit un horizon très facile à mettre en évidence dans les dépôts de plate-forme. La phase acméique de *Holcodiscus caillaudianus* débute pratiquement en même temps que celle de *Nicklesia didayana* et, en l'absence de l'espèce-index de cet horizon, cette *Nicklesia* peut servir de repère. *Holcodiscus caillaudianus* et *Nicklesia didayana* sont fréquents sur la plate-forme ; ils sont très rares dans le bassin.

- Horizon (SHMA) à *Heinzia communis*

Auteur : Vermeulen [1997 a, p. 104 ; 1998 b, p. 105], sous le nom de Horizon à *Pulchellia communis* (BÜRL, 1956).

Cet horizon est caractérisé par le maximum de fréquence de son espèce-index dont les premiers représentants, très rares, apparaissent dans l'horizon sous-jacent.

Espèce-index : *Heinzia communis* (BÜRL, 1956).

Position stratigraphique : banc 137 b/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. Sur la plate-forme sud-vocontienne cet horizon est souvent inclus dans un banc condensé dont la faune caractérise un intervalle stratigraphique allant de la fin de la Zone à *Nicklesia pulchella* à la fin de la Zone à *Kotetishvilia compressissima* ; il n'a pas encore été mis en évidence dans le bassin.

- Horizon (SHA) à *Subtorcapella defayi*

Auteur : J. Vermeulen, ce travail.

Espèce-index : *Subtorcapella defayi* sp. nov.

Position stratigraphique : la SHA de *Subtorcapella defayi* marque la base de la sous-zone de même nom. Cet horizon se situe au banc n° 120/041 du stratotype d'Angles et au banc n° 140/831, le Clos de Barral près La Bastide, Var ; il remplace celui à *Subtorcapella*

deecke que nous avons proposé antérieurement [Vermeulen 1998 b, p. 105] et il n'en est pas son équivalent. Selon nos derniers résultats, *Subtorcapella deecke* apparaît sous sa forme primitive dans l'Horizon à *Heinzia communis* et disparaît à la base de la Zone à *Coronites darsi* ; *Subtorcapella defayi* apparaît un peu plus tard et les formes typiques sont cantonnées au sommet de la Zone à *Kotetishvilia compressissima*.

Ammonitofaune de la Zone à *Kotetishvilia compressissima* : dans l'horizon basal de la zone, l'ammonitofaune est constituée de *Metahoplites fallax*, *Metahoplites nodosus*, *Metahoplites rarecostatus*, *Metahoplites geronimaeformis*, *Metahoplites nicklesi*, *Avramidiscus terquemi*, *Kotetishvilia compressissima*, *Moutoniceras nodosus* ; Ebbo et al. [2000] y ont récolté *Lytocrioceras verdonii*. En domaine de plate-forme, où cet horizon est inclus dans un banc souvent condensé, nous avons récolté *Moutoniceras* aff. *hourcqi*, *Metahoplites nicklesi*, *Metahoplites ziczac*, *Parasaynoceras* cf. *crimicus*, *Montanesiceras schuprenensis*, *Barremites vocontium*, des morphotypes tardifs de *Nicklesia pulchella*, des morphotypes primitifs de *Nicklesia didayana* et *Euphyloceras semistriatus*.

Dans l'Horizon (SHMA) à *Kotetishvilia compressissima*, bien individualisé qu'en domaine pélagique, il y a une très forte dominance quantitative de l'espèce-index, associée à de rares *Metahoplites cardonae*.

Dans l'Horizon (SHA) à *Holcodiscus caillaudianus*, qui n'a pu être mis en évidence que sur la plate-forme, nous avons récolté *Holcodiscus caillaudianus*, *Metahoplites cardonae*, *Parasaynoceras crimicus*, *Avramidiscus terquemi* (forme tardive), *Avramidiscus* aff. *fallacior*, *Montanesiceras schuprenensis*, *Moutoniceras nodosus*, *Moutoniceras* aff. *hourcqi*, *Nicklesia didayana* et de très rares représentants de *Heinzia communis*.

Dans l'Horizon (SHMA) à *Heinzia communis*, au Clos de Barral, nous avons récolté avec l'espèce-index, *Moutoniceras* sp. nov., *Moutoniceras nodosus*, *Torcapella fabrei*, des formes primitives de *Subtorcapella deecke* et des spécimens d'HOLCODISCIDAE peu identifiables.

Dans l'horizon (SHA) à *Subtorcapella defayi*, nous avons récolté, avec l'espèce-index, *Subtorcapella deecke*, *Moutoniceras nodosus*, *Moutoniceras* aff. *moutonianum*, *Silesites vulpes*, *Parasaynoceras* gr. *perezianus*, *Metahoplites* gr. *diversecostatus*, *Holcodiscus* gr. *caillaudianus*, *Protetragonites* sp. aff. *crebisulcatus*, *Lytocrioceras* aff. *verdonii*, forme évoluée, et *Acantholytoceras* aff. *longispinum*.

Description de *Subtorcapella defayi* sp. nov. : cette espèce est dédiée à Joelle Defay, bibliothécaire au Muséum d'Histoire Naturelle de Nice ; l'holotype (Pl. 56, fig. 2) est

le spécimen n° 415552 et les paratypes sont les spécimens n° 415551, 415555 et 415570, de notre collection.

La localité-type est le gisement du Clos de Barral près La Bastide, Var et la strate-type est le banc calcaire n° 140/831, de la coupe n° 831.

La diagnose est la suivante : espèce à coquille discoïde, à flancs faiblement convexes et à ombilic peu ouvert ne laissant voir que la paroi péri-ombilicale et la base des flancs des tours précédents. La section transversale des tours est presque deux fois plus haute que large. Le ventre est large et arrondi, lisse longitudinalement ou très peu orné. La costulation s'exprime sous forme de côtes convexes vers l'avant, plus ou moins espacées et plus ou moins larges ; elles sont distribuées différemment sur les deux flancs et alternent donc de façon irrégulière ; le plus souvent, elles sont seulement visibles sur la moitié externe des flancs. La quasi-totalité des côtes s'arrête sur les bords du ventre. La moitié interne des flancs est généralement lisse.

La ligne de suture n'a pas pu être étudiée.

L'holotype, n° 415552, présente les caractéristiques indiquées dans la diagnose et les côtes latérales apparaissent vers une hauteur de tour de 19,5 mm.

Variabilité intraspécifique : chez certains spécimens, quelques côtes, très rares, se prolongent sur le ventre ; elles y sont très atténuées à « fantomatiques » et elles forment un sinus fortement proverse, rappelant ceux, bien plus vigoureux, de l'espèce mère potentielle *Subtorcapella deecke*.

Le morphotype robuste de *Subtorcapella defayi* a un rapport 100 E/H plus élevé et des côtes plus vigoureuses, plus larges, plus espacées et moins incurvées que celles des autres morphotypes. Chez le morphotype gracile, la section des tours est plus étroite et les côtes sont plus fines, plus serrées, plus nombreuses, moins espacées et plus régulièrement incurvées que celles du morphotype robuste. De nombreuses expressions morphotypiques intermédiaires existent et il est intéressant d'observer chez cette espèce de la famille des BARREMITIDAE, un mode de variation morphotypique très proche de celui de la plupart des espèces de la famille des PULCHELIIDAE.

Mensurations

N°	D	H	E	O	NE	100 E/H	100 O/H	banc
415551	59,8	28,7	17,3	9,3	14	60,3	32,4	140/831
415552	64,3	32,2	17,4	10,6	16	54	39,9	140/831
415555	64,5	31,7	16,8*	10,8	17*	53	34,1	140/831
415562	46,3	22,6	12,7	9	10	56,2	39,8	140/831
415570	49,5	24,6	15,9	8,4	11	64,6	34,1	18/062

NE : nombre de côtes externes sur un flanc du dernier demi-tour.

* : valeur approximative.

Coupe type : la coupe-type se situe dans le stratotype d'Angles, du banc 125/041 au banc 139/041 [Vermeulen, 1998 b, p. 102 ; ce travail, fig. 14].

Limites de la Zone à *Coronites darsi* : la limite inférieure est marquée par l'apparition de *Coronites darsi*. La limite supérieure se situe au banc sous-jacent à celui dans lequel apparaît *Holcodiscus uhligi*, espèce-index de la zone sus-jacente.

Les horizons de la Zone à *Coronites darsi* : cinq horizons sont distingués dans cette zone, la SHA de *Coronites darsi*, la SHMA de *Curiolia heinzi*, la SHMA de *Heinzia caicedi*, la SHA de *Macroscaphites tirolensis* et la SHA de *Heinzia hispanica*.

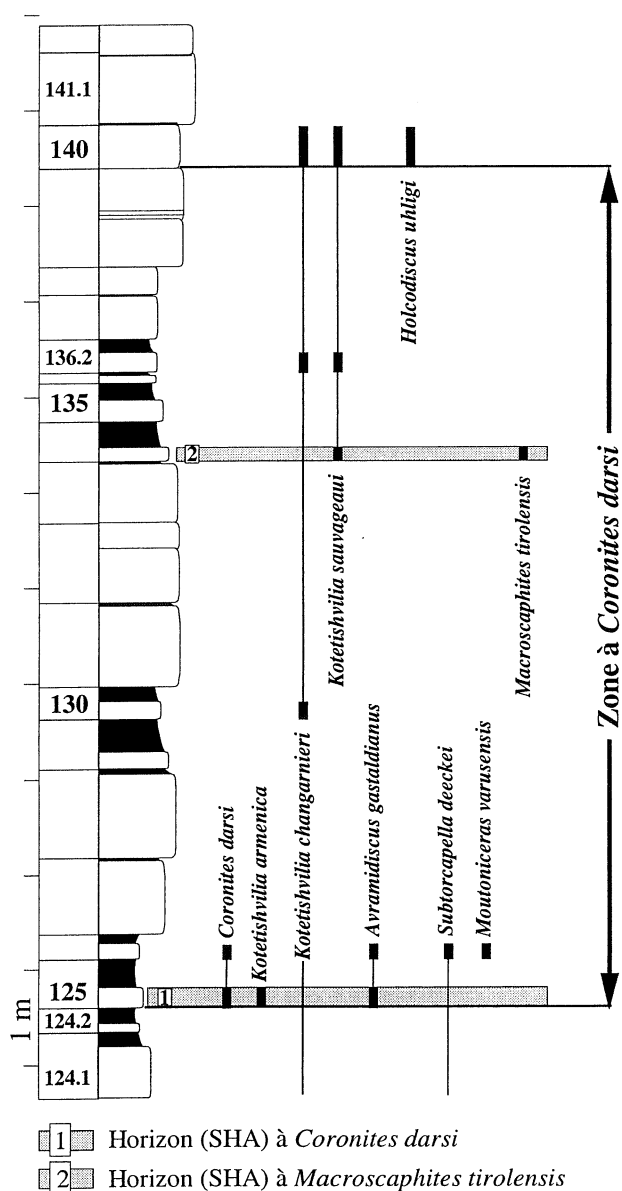


FIG. 14.— Répartition de quelques ammonites dans la coupe-type de la Zone à *Coronites darsi*, coupe n° 041, stratotype d'Angles.

• SHA de *Coronites darsi*

Auteur : Vermeulen [1997 a, p. 104 ; 1998 b, p. 105].

Espèce-index : *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995.

Position stratigraphique : banc 125/041, stratotype d'Angles ; banc 141/831, le Clos de Barral près La Bastide, Var ; banc 140/832, Chapelle Sainte Anne, Le Bourguet, Var. Cet horizon marque la base de la zone à *Coronites darsi*.

L'épibole de *Coronites darsi* est caractérisé par une fréquence assez élevée de l'index au sein de la faune associée [Vermeulen, 1995 b]. Cet horizon est facile à mettre en évidence tant sur la plate-forme que dans le bassin.

• SHMA de *Curiolia heinzi*

Auteur : Vermeulen [1997 a, p. 104 ; 1998 b, p. 105].

Espèce-index : *Curiolia heinzi* (SAYN, 1890)

Position stratigraphique : banc 142 a/831, le Clos de Barral près La Bastide, Var.

Des morphotypes précurseurs de *Curiolia heinzi* apparaissent au toit de l'horizon à *Coronites darsi*, mais les formes typiques sont plus fréquentes dans le banc sus-jacent. Dans son épibole, l'espèce-index est moyennement fréquente

• SHMA de *Heinzia caicedi*

Auteur : Vermeulen [1997 a, p. 104 ; 1998 b, p. 105] sous le nom d'Horizon à *Pulchellia caicedi*.

Espèce-index : *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856).

Position stratigraphique : banc 142 b/ 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var.

Heinzia caicedi apparaît dans l'Horizon à *Curiolia heinzi* où elle est très rare ; elle est beaucoup plus fréquente juste au-dessus de cet horizon et, au Clos de Barral, Var, sa plus haute fréquence se situe dans le banc 142b/831. *Heinzia caicedi* est très fréquente sur la plate-forme ; elle a été récoltée également dans les gisements de Comps-sur-Artuby, La Martre, Le Bourguet et Escragnoles. Nous avons aussi récolté cette espèce dans le gisement de Foncalent près d'Alicante, Espagne. Sayn [1890] a figuré un spécimen du Djebel Ouach, Algérie et F. Atrops a découvert des spécimens typiques dans la région d'Agadir, Maroc. A. Lukeneder nous a envoyé des moulages de spécimens autrichiens.

• SHA de *Macroscaphites tirolensis*

Auteur : Vermeulen [1998 b, p. 105].

Espèce-index : *Macroscaphites tirolensis* (UHLIG, 1887). L'espèce-index paraît assez rare dans le bassin mais elle est plus fréquente sur la plate-forme.

Position stratigraphique : banc 134/041, stratotype d'Angles et banc 142 c/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. Cet horizon caractérise, en

l'état des connaissances, la première apparition de l'espèce-index, avec une fréquence qui permet de la repérer assez aisément.

• Horizon à *Heinzia hispanica*

Auteur : J. Vermeulen, ce travail.

Espèce-index : *Heinzia hispanica* HYATT, 1903. Cette espèce a récemment été décrite sous le nom de *Heinzia vermeuleni* sp. nov. [Bert et Delanoy, 2001].

Position stratigraphique : cet horizon est situé dans le banc n° 144/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var ; dans la coupe de la Sierra de Foncalent, Espagne, localité-type de l'espèce-index, nous avons récolté *Heinzia hispanica* dans la partie supérieure de la Zone à *Coronites darsi*, dans une séquence peu épaisse constituée de petits bancs argilo-calcareux.

Ammonitofaune de la Zone à *Coronites darsi* : dans la SHA de *Coronites darsi*, nous avons récolté avec l'espèce-index, *Memmiella crevolai*, *Kotetishvilia changarnieri*, *Kotetishvilia armenica*, *Kotetishvilia sauvageai*, *Avramidiscus gastaldianus*, *Avramidiscus fallacior*, *Metahoplites cardonae*, *Metahoplites* aff. *seitumeri*, *Metahoplites* aff. *ziczac*, *Moutoniceras nodosum*, *Moutoniceras* aff. *moutonianum*, *Moutoniceras varusensis*, *Anahamulina subcincta*, *Dissimilites subalternatus*, *Dissimilites piveteai*, *Subtorcapella* sp. nov. au ventre sub-ogival, *Nikolovites* aff. *rumanum*, « *Nikolovites* » *boutini* et, au toit du banc, un seul spécimen de *Curiolia heinzi*.

Dans sa SHMA *Curiolia heinzi* a été récoltée avec *Coronites* sp. nov., *Kotetishvilia sauvageai*, *Kotetishvilia changarnieri*, *Barremites* aff. *compsense*, *Nikolovites rumen*, *Montanesiceras schuprenensis*, « *Montanesiceras* » *waageni*, *Lytocrioceras* aff. *verdonii*, forme évoluée, et *Moutoniceras moutonianum*.

Dans sa SHMA *Heinzia caicedi* a été récoltée avec *Kotetishvilia sauvageai*, *Kotetishvilia changarnieri*, *Parasaynoceras* cf. *perezianus*, *Nikolovites rumen* et des fragments de *Moutoniceras* de petite taille (microconches ?).

Dans l'Horizon à *Macroscaphites tirolensis*, nous avons récolté *Kotetishvilia changarnieri*, *Kotetishvilia* cf. *armenica*, *Parasaynoceras* gr. *perezianus*, *Moutoniceras marii* et *Barremites* cf. *hemiptychum*.

Avec *Heinzia hispanica*, nous avons récolté *Heinzia* cf. *caicedi*, *Kotetishvilia changarnieri*, *Holcodiscus* sp. nov., *Barremites vocontium*, *Moutoniceras* aff. *moutonianum* et *Karsteniceras* sp.

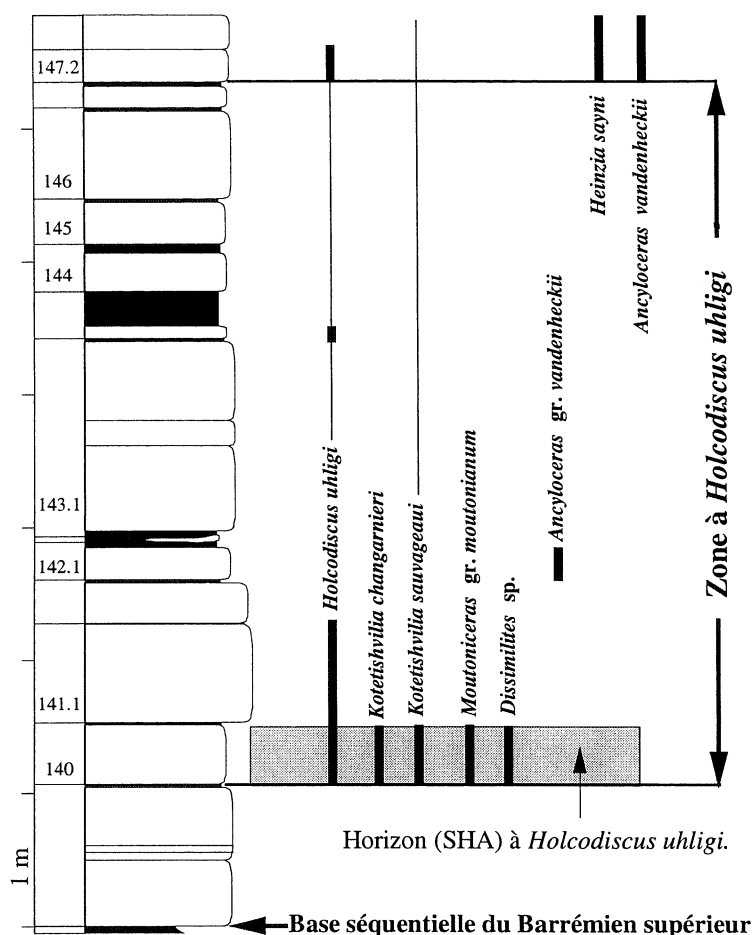


FIG. 15.— Répartition de quelques ammonites dans la coupe-type de la Zone à *Holcodiscus uhligi*, coupe n° 041, stratotype d'Angles.

6.— LES ZONES, SOUS-ZONES ET HORIZONS DU BARRÉMIEN SUPÉRIEUR

Dans le cadre de cette étude, pour le Barrémien supérieur, seules les Zones à *Holcodiscus uhligi*, à *Heinzia sayni* et à *Gerhardtia sartousiana* ont fait l'objet de recherches intensives.

6.1. Zone à *Holcodiscus uhligi*

Auteur : J. Vermeulen, ce travail.

En créant l'Horizon à *Holcodiscus uhligi* [Vermeulen, 1998 b, p. 105], nous avons envisagé la possibilité d'utiliser cette espèce comme index d'une zone basale du Barrémien supérieur. Nos recherches ont montré que dans la coupe stratotypique d'Angles, *Holcodiscus uhligi* apparaît dans le banc n° 140/041, soit seulement un banc au-dessus de la limite lithologique et historique Barrémien inférieur-Barrémien supérieur. Par ce fait, nous pensons que *Holcodiscus uhligi* est actuellement la meilleure espèce-index pour marquer cette limite et nous créons une Zone basale du Barrémien supérieur à *Holcodiscus uhligi*.

Espèce-index : *Holcodiscus uhligi* (KARAKASCH, 1907)

Coupe type : nous désignons comme coupe-type de la Zone à *Holcodiscus uhligi*, les bancs 140/831 à 147-1 de la coupe stratotypique d'Angles (fig. 15), ce qui correspond en fait à onze bancs.

Limites de la Zone à *Holcodiscus uhligi* : la limite inférieure de cette zone est située à la base du banc dans lequel apparaît *Holcodiscus uhligi* ; la limite supérieure se situe sous le banc dans lequel apparaît *Heinzia sayni*, espèce-index de la zone sus-jacente.

SHA à *Holcodiscus uhligi* : le banc 140/041 de la coupe stratotypique d'Angles marque l'apparition de l'espèce-index. *Holcodiscus uhligi* est fréquent à très fréquent dans l'horizon dont il est l'espèce-index ; nous avons précédemment positionné cet horizon repère au sommet de la Zone à *Coronites darsi* [Vermeulen, 1998 b, p. 105]. Dans la biozonation actuelle, avec la création de la Zone à *Holcodiscus uhligi*, cet horizon (SHA) caractérise la base de la Zone à *Holcodiscus uhligi* et donc la base du Barrémien supérieur.

Ammonitofaune : l'ammonitofaune de cette zone est constituée de *Holcodiscus uhligi*, *Metahoplites* sp. nov. gr. *cardonae*, *Kotetishvilia sauvageai*, *Kotetishvilia changarnieri*, et *Dissimilites* sp. Des spécimens à port ancylocératique qui apparaissent dans le banc 142-1/041 ont été identifiés comme des *Ancyloceras vandenheckii* [Vermeulen, 1997 a, p. 104] ; ce sont en réalité des formes ancestrales de cette espèce, très probablement non conspécifiques.

6.2. Zone à *Heinzia sayni*

Auteur : Vermeulen [1997 a, p. 104].

Espèce-index : *Heinzia sayni* HYATT, 1903. Cette espèce, générotipe du genre *Heinzia* [Hyatt, 1903, p. 130], est fréquente dans le bassin et sur la plate-forme ; elle est issue de *Heinzia hispanica* dont l'épibole se situe au sommet de la zone à *Coronites darsi*.

Coupe type : coupe n° 041, Stratotype d'Angles, bancs 147-2/041 à 159-2/041 (fig. 16).

Limites de la Zone à *Heinzia sayni* : cette zone commence avec l'apparition de son espèce-index. Sa limite supérieure se situe actuellement sous le banc dans lequel apparaît *Gerhardtia sartousiana*, espèce-index de la zone sus-jacente. Compte tenu de l'apparition

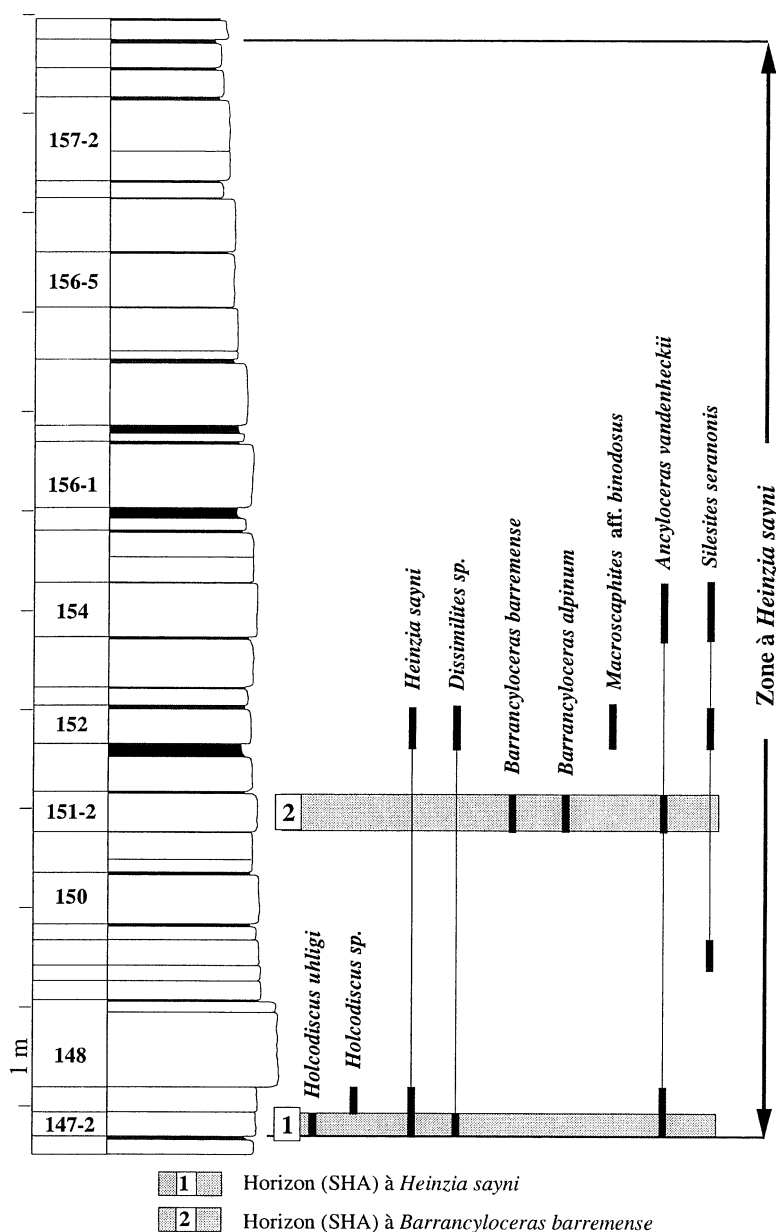


Fig. 16.— Répartition de quelques ammonites dans la coupe-type de la Zone à *Heinzia sayni*, coupe n° 041, stratotype d'Angles.

possible de *Gerhardtia sartousiana* sous la limite inférieure actuelle de la zone correspondante, la Zone à *Heinzia sayni* pourrait prochainement être amputée de sa partie sommitale, dans laquelle sont présents de nombreux *Ezeiceras* et quelques *Camereiceras*.

Les Horizons de la Zone à *Heinzia sayni* : dans la Zone à *Heinzia sayni*, nous distinguons l'Horizon (SHA) à *Heinzia sayni*, l'Horizon (SHA) à *Barrancioceras barremense* et l'Horizon (SHMA) à *Camereiceras limentinus*.

• Horizon (SHA) à *Heinzia sayni*

Auteur : Vermeulen [1997 a, p. 104].

Espèce-index : *Heinzia sayni* HYATT, 1903. La révision

de cette espèce et nos figurations [Vermeulen, 1996 a ; 1997 a ; Vermeulen et Bert, 1998] ont précisé les caractéristiques de cette espèce et montré son fort potentiel morphovariant.

Position stratigraphique : la SHA de *Heinzia sayni* se situe dans le banc 147-2 de la coupe-type de la Zone, stratotype d'Angles et par corrélation, dans le banc 145/831 de la coupe n° 831 du Clos de Barral près La Bastide, Var. Les récoltes récentes entraînent un léger décalage vers le bas de cet horizon. Cet horizon marque la base de la Zone à *Heinzia sayni*.

• Horizon (SHA) à *Barrancyloceras barremense*

Auteur : J. Vermeulen, ce travail.

Espèce-index : *Barrancyloceras barremense* (KILIAN, 1895).

Position stratigraphique : la SHA de *Barrancyloceras barremense* se situe dans le banc n° 151-2/041 de la coupe-type de la Zone, localisée dans le stratotype d'Angles.

• Horizon (SHMA) à *Camereiceras limentinus*

Auteur : Thieuloy [1979].

Espèce-index : *Camereiceras limentinus* (THIEULLOY, 1979).

Position stratigraphique : cet horizon correspond très probablement à celui que nous avons nommé Horizon à *Hemihoplites rusticus* [Vermeulen, 1998 b, p. 106]. L'Horizon à *Camereiceras limentinus* a été positionné dans la Zone à *Hemihoplites feraudianus* [Thieuloy, 1979 ; Delanoy, 1990, p. 75] ; il a ensuite été positionné de façon informelle dans la Zone à *Gerhardtia sartousiana* [Hoedemaeker et al., 1993, p. 120]. Delanoy [1997, p. 690, tableau] l'a ensuite situé dans la partie médiane de la Zone à *Gerhardtia sartousiana*, puis, dans le même travail, à la base de la moitié supérieure de la même zone [Delanoy, 1997, p. 692, figure]. Dans les travaux de cet auteur [Delanoy, 1990 ; 1995 b ; 1997 ; 1998], aucun argument biostratigraphique majeur ne vient étayer ce positionnement. Arnaud et al., 1999, puis Klein et Hoedemaeker, 1999, ont suivi ces indications erronées. Si on considère que des récoltes dans des séries condensées ont conditionné partiellement le positionnement de l'Horizon à *Camereiceras limentinus* dans la Zone à *Hemihoplites feraudianus* [Delanoy, 1990, p. 72, 75], il est par contre plus difficile de comprendre son positionnement vers le milieu de l'actuelle Zone à *Gerhardtia sartousiana*. Deux faits qui nous semblent importants permettent en effet d'affirmer que cet horizon, tel que nous le définissons dans ce travail, a une position stratigraphique plus basse que celle qui lui a été attribuée :

– dans les coupes de la région du Col de Rousset, *Camereiceras limentinus*, alors appelé *Matheronites orbignyanus* [Arnaud-Vanneau et al., 1976, p. 152, fig. 4, 153], a été récolté sous *Gerhardtia cf. sartousiana*, alors appelée *Pulchellia cf. sartousiana* ;

– dans la coupe VER 2 située près de Vergons, Alpes de Haute-Provence, Delanoy [1995 b, p. 285, 287, fig. 6] a découvert un niveau à *Camereiceras limentinus*, situé plusieurs bancs en dessous d'un niveau à *Gerhardtia gr. sartousiana*.

Ces deux faits auraient du attirer l'attention des auteurs récents.

Nos recherches personnelles nous permettent également de penser que *Camereiceras limentinus* apparaît et se développe au sommet de la Zone à *Heinzia sayni*, telle qu'elle est définie dans ce travail ; en effet :

– dans la SHA de *Gerhardtia provincialis* [Vermeulen, ce travail], anciennement nommé Horizon à *Gerhardtia sartousiana* et morphotypes primitifs de *Gerhardtia provincialis*, qui occupe une position sub-médiane dans l'actuelle Zone à *Gerhardtia sartousiana*, malgré des recherches intensives, nous n'avons jamais récolté de spécimen identifiable à *Camereiceras limentinus* mais seulement un spécimen congénérique et non spécifique ;

– dans l'Horizon à *Gerhardtia sartousiana*, qui marque la base de la zone de même nom, nous n'avons récolté qu'un spécimen attribuable avec un léger doute à *Camereiceras limentinus*, et ce, malgré des recherches intensives ;

– lors d'une visite avec H. Arnaud sur le gisement type de *Camereiceras limentinus*, notre confrère a découvert un spécimen de *Gerhardtia sartousiana*, plus de dix mètres plus haut que le niveau à *Camereiceras*. Nous précisons toutefois que ce gisement se situe dans un secteur à sédimentation importante ;

– dans la coupe du Clos de Barral, un fragment et un spécimen juvénile, identifiables à *Camereiceras limentinus* ont été récoltés dans un banc correspondant à notre ancien Horizon à *Hemihoplites rusticus*, sous l'Horizon à *Gerhardtia sartousiana*.

Pour tous ces faits, montrant que l'apparition de *Camereiceras limentinus* se situe au sommet de la Zone à *Heinzia sayni* et que son épibole est essentiellement situé dans cette zone, nous positionnons l'Horizon (SHMA) à *Camereiceras limentinus* au sommet de la Zone à *Heinzia sayni*, telle qu'elle est définie dans ce travail. Cet horizon est marqué par le banc Kc 82 du Col de Rousset [Arnaud-Vanneau et al., 1976, p. 152, fig. 4] et par le banc 163/831, le Clos de Barral, Var.

Ammonitofaune de la Zone à *Heinzia sayni* : dans la coupe stratotypique, à son apparition, *Heinzia sayni* est associée aux derniers représentants de *Holcodiscus uhligi*, à *Costidiscus* sp. nov., *Eulytoceras phestus* et à *Ancyloceras vandenheckii*. Dans la coupe n° 831 du Clos de Barral, nous l'avons récoltée avec *Holcodiscus* sp., *Kotetishvilia sauvageai*, *Kotetishvilia changarnieri*, *Kotetishvilia cf. brevicostata* et *Kotetishvilia aff. dutrugeiformis* ; nous avons également observé dans le banc n° 145/831 une empreinte de *Moutoniceras cf. moutonianum*.

Dans la SHA de *Barrancyloceras barremense* nous avons récolté avec l'espèce-index, *Barrancyloceras alpinum*, *Ancyloceras vandenheckii*, *Kotetishvilia sauvageaui* et *Heinzia* cf. *sayni*. Dans les bancs plus élevés, nous avons récolté *Barrancyloceras alpinum* et *Lytocrioceras* sp. nov., forme annonçant le genre *Rugacrioceras*.

Dans la SHMA de *Camereiceras limentinus*, nous avons récolté *Ezeiceras janus* (= *Janusites janus* in Bert et Delanoy, 2001], *Ezeiceras heberti*, *Ezeiceras* aff. *rusticus*, *Kotetishvilia* sp. gr. *sauvageaui*, *Barremites difficilis*, *Barremites falloti* et *Eulytoceras phestus*. Delanoy [1995, p. 287, fig. 6] y a aussi récolté *Camereiceras* aff. *davouxi*, *Rugacrioceras* gr. *monopujae*, *Acantholytoceras* gr. *tenuicostatum*, *Macroscaphites ectotuberculatus*, *Costidiscus* aff. *tardus*, *Euphyllloceras semistriatus*, *Phyllopachyceras vergonsense* et *Phyllopachyceras infundibulum*.

6.3. Zone à *Gerhardtia sartousiana*

Auteur : Vermeulen [conférence P.I.C.G. 1990 ; 1996 a]. Nous avons proposé cette espèce comme index de zone lors de la conférence P.I.C.G. de Digne, 1990.

Espèce-index : *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841). Cette espèce a été redécrite et un néotype a été figuré [Vermeulen 1995 b]. Les figurations complémentaires [Vermeulen 1995 b ; 1996 a, Pl. 2, fig. 7, 8, non 9-14 ; 1997 a ; 1998 b] facilitent l'identification. Il existe aussi des morphotypes robustes non figurés possédant des côtes périombilicales très fortes et des structures latérales bien développées. *Gerhardtia sartousiana* est ubiquiste et fréquente sur la plate-forme et dans le bassin ; c'est un index très largement utilisé dans tout le domaine téthysien méditerranéen.

Coupe type : nous avons désigné les bancs n° 276/045 à 288/045 de la coupe n° 045, près de l'oratoire de La Gardette, Vergons, comme coupe type [Vermeulen, 1996 a, p. 203 ; ce travail, fig. 17]. Dans le stratotype d'Angles le banc 162/041 a livré l'association caractéristique de l'Horizon (SHA) à *Gerhardtia provincialis* et des *Hemihoplites*. Certains spécimens récoltés dans ce banc ont leur surface imprégnée de glauconie, ce qui pourrait être l'indice d'une condensation ; la Zone à *Gerhardtia sartousiana* montre en effet une réduction notable d'épaisseur dans la coupe stratotypique d'Angles, par rapport à celles de La Gardette près Vergons et celle du Saut du Loup près Barrême et nous n'avons pas pu y repérer la SHMA de *Gerhardtia provincialis*. Ces faits ont entraîné le rejet des bancs 160-1/041 à 164/041 de la coupe stratotypique d'Angles en tant que coupe type de la Zone à *Gerhardtia sartousiana*.

Coupe hypotypique : les bancs n° 308/043 à 319 c/043 de la coupe n° 043, le Saut-du-Loup près de Barrême, sont ici désignés comme coupe hypotypique de la Zone à *Gerhardtia sartousiana*.

Limites de la Zone à *Gerhardtia sartousiana* : la limite inférieure est marquée par l'apparition, très probablement épibolienne, de *Gerhardtia sartousiana* ; des travaux complémentaires doivent être cependant menés, afin de préciser la position stratigraphique exacte de l'apparition réelle de cette espèce. La découverte d'un spécimen affine à *Gerhardtia sartousiana*, dans le banc n° 262/045 de la coupe-type de la Zone à *Gerhardtia sartousiana*, permet d'envisager une translation de la limite inférieure de cette zone, dans sa coupe-type, d'environ quatorze bancs.

Cette éventuelle translation impliquerait alors le positionnement de l'Horizon à *Camereiceras limentinus* à la base de la Zone à *Gerhardtia sartousiana*, cet horizon marquant actuellement la partie sommitale de la Zone à *Heinzia sayni*.

L'utilisation d'un clou d'or, pour marquer la limite inférieure de la Zone à *Gerhardtia sartousiana*, ne pourra donc se faire qu'après la résolution de ce problème ; quoiqu'il en soit, la limite utilisée actuellement est fiable, à condition que les auteurs précisent le statut epibolien de celle-ci.

Les sous-zones de la Zone à *Gerhardtia sartousiana* : nous avons divisé la Zone à *Gerhardtia sartousiana* en deux sous-zones, la Sous-Zone à *Gerhardtia sartousiana* et la Sous-Zone à *Gerhardtia provincialis* [Vermeulen, 1996 a ; 1998 b].

◇ Sous-Zone à *Gerhardtia sartousiana*

Auteur : Vermeulen [1996 a, p. 203].

Espèce-index : *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841).

Coupe-type : partie inférieure de la coupe type de la zone de même nom, bancs n° 276/045 à 280/045. Cette sous-zone est également représentée dans la coupe hypotypique par les bancs n° 308/043 à 311/043.

◇ Sous-Zone à *Gerhardtia provincialis*

Auteur : Vermeulen [1996a, p. 203].

Espèce-index : *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850).

L'espèce-index de la sous-zone est issue de *Gerhardtia sartousiana* avec laquelle elle coexiste à sa naissance, son maximum d'abondance se situe quelques bancs plus hauts où n'existent plus que des *Gerhardtia provincialis* aux caractères spécifiques bien affirmés.

Coupes types : la coupe type est constituée des bancs n° 280/045 à n° 288/045 de la coupe type de La Gardette près de Vergons et la coupe hypotypique est constituée des bancs n° 312 a/043 à n° 319 c/043 de la coupe du Saut du Loup près de Barrême.

Les Horizons de la Zone à *Gerhardtia sartousiana* : nous distinguons trois horizons [Vermeulen, 1998 b ; 1998 c] dans la Zone à *Gerhardtia sartousiana*, la SHA

de *Gerhardtia sartousiana*, la SHA de *Gerhardtia provincialis* et la SHMA de *Gerhardtia provincialis*.

• Horizon (SHA) à *Gerhardtia sartousiana*

Auteur : Vermeulen [1998 a].

Espèce-index : *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841). La SHA, probablement épibolienne, de *Gerhardtia sartousiana* marque actuellement la base de la Zone à *Gerhardtia sartousiana* et la base de la sous-zone de même nom. Cet horizon est matérialisé par le banc n° 276/045 de la coupe type de Vergons, le banc n° 308/043 de la coupe hypotypique du Saut-du-Loup près de Barrême, le banc n° 160-1/041 de la coupe stratotypique d'Angles, Alpes de Haute-Provence, et par le banc n° 165 b/831 de la coupe n° 831 du Clos de Barral près La Bastide, Var

• Horizon (SHA) à *Gerhardtia provincialis* (ex Horizon à *Gerhardtia sartousiana* et morphotypes primitifs de *Gerhardtia provincialis*).

Auteur : J. Vermeulen [1997 a, p. 104].

Espèce-index : *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850).

Position stratigraphique : banc 280/045, Vergons et banc 312/043, le Saut du Loup près Barrême.

• SHMA de *Gerhardtia provincialis*

Auteur : Vermeulen [1997 a, p. 104].

Espèce-index : *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850). Dans cet horizon, tous les spécimens de l'espèce-index possèdent un sillon siphonal profond et bien délimité longitudinalement. Ce sillon apparaît très tôt [Vermeulen 1996 b, Pl. 4, fig. 4, 5, 6].

Position stratigraphique : banc 283/045, La Gardette près Vergons et banc 314 a/043, le Saut du Loup près Barrême.

Ammonitofaune de la Zone à *Gerhardtia sartousiana* : dans la sous-zone qu'elle caractérise, *Gerhardtia sartousiana* est associée à *Eulytoceras phestus*, *Costidiscus recticostatus*, *Euptychoceras puzosianum*, *Audouliceras* sp., *Camereiceras* cf. *limentinus*, *Ezeiceras janus*, *Kotetishvilia brevicostata*, *Silesites seranonis*, *Barremites difficilis*, *Barremites falloti* et *Barremites* aff. *hemiptychum*.

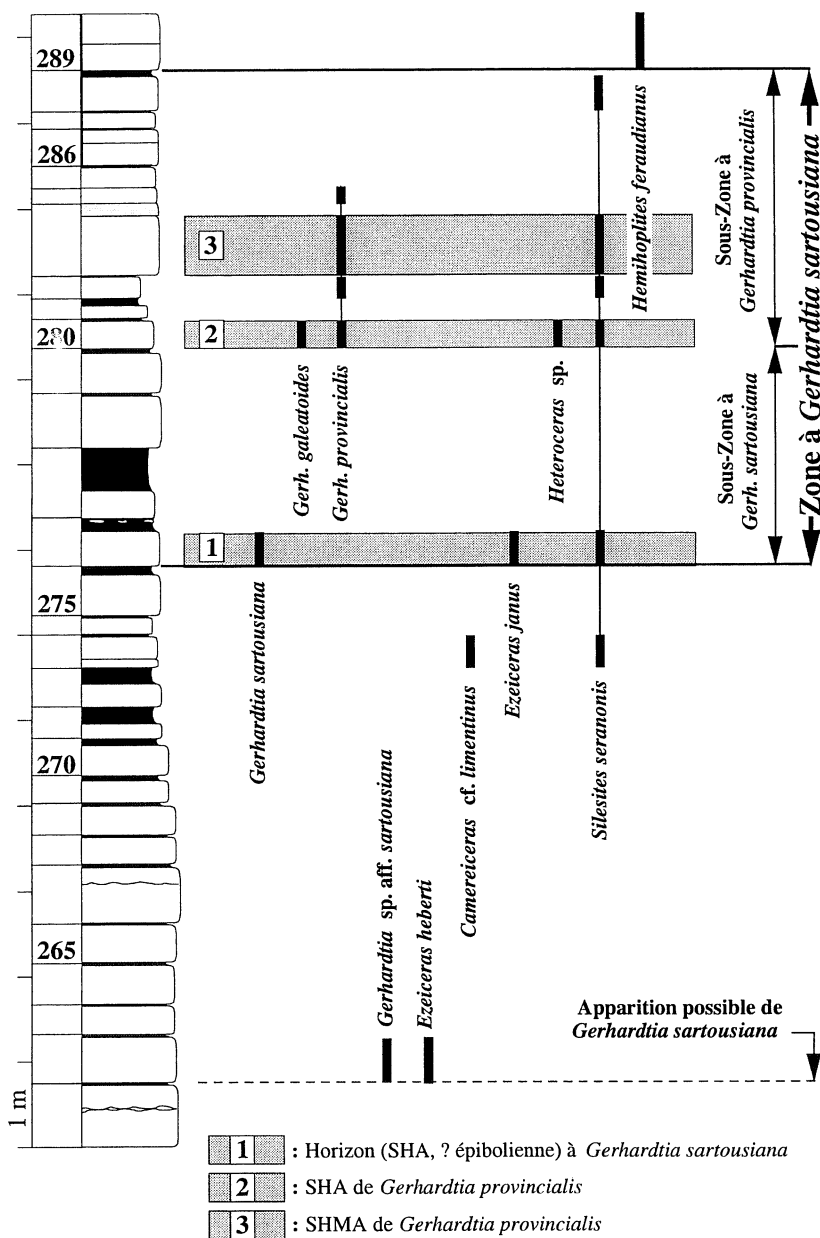


FIG. 17.— Répartition de quelques ammonites dans la coupe type de la Zone à *Gerhardtia sartousiana* et dans la partie supérieure de la Zone à *Heinzia sayni*, coupe n° 045, Oratoire de la Gardiette, Vergons, Alpes de Haute-Provence.

Avec les formes primitives de *Gerhardtia provincialis*, nous avons récolté *Gerhardtia galeatoides*, *Gerhardtia sartousiana*, *Eulytoceras phestus*, *Rugacrioceras martinsii*, *Costidiscus recticostatus*, *Macroscaphites yvani*, *Euptychoceras puzosianum*, *Audouliceras* sp., *Heteroceras* sp., *Camereiceras* sp., *Ezeiceras janus*, *Kotetishvilia brevicostata*, *Silesites seranonis* et *Barremites difficilis*.

Avec les formes typiques de *Gerhardtia provincialis*, à sillon siphonal profond et bien délimité, nous avons récolté *Eulytoceras phestus*, *Rugacrioceras martinsii*, *Costidiscus recticostatus*, *Macroscaphites yvani*,

Euptychoceras puzosianum, *Pachyhemihoplites gerthi*, *Ezeiceras janus*, *Audouliceras collignoni*, *Heteroceras* gr. *astieri*, *Silesites seranonis* et *Barremites difficilis*.

7.- CONCLUSIONS GÉNÉRALES SUR LA BIOSTRATIGRAPHIE

L'apparition précise de *Subsainella sayni* reste à définir notamment par rapport à celle de *Cruasicerias cruasensis*, laquelle reste sa remplaçante potentielle en tant qu'espèce-index de la zone basale de l'Hauterivien supérieur ; le décalage stratigraphique éventuel entre les apparitions de ces deux espèces ne remet en cause, ni l'entité de la zone basale de l'Hauterivien supérieur, ni son contenu faunique. Nos résultats confirment que *Plesiospitidiscus ligatus* et *Balearites balearis* sont de très bonnes espèces-index zonales. Dans ces deux zones, l'affinage biostratigraphique pourra être réalisé par la création de sous-zones et la distinction de nouveaux biohorizons. La zonation de la partie sommitale de l'Hauterivien supérieur reste à établir définitivement à partir de recherches biostratigraphiques complémentaires et précises, menées dans les Zones à *Spathicrioceras angulicostatum* et à *Pseudothurmannia mortilleti*.

Depuis 1990, la zonation ammonitique du Barrémien *pro parte* a subi d'importantes modifications amenant progressivement une amélioration du

découpage zonal. Le présent travail permet d'aller encore un peu plus loin dans l'affinage de cette biozonation par la localisation de vingt-trois horizons, positionnés à l'intérieur de huit zones ; ces horizons, SHA et SHMA, sont des repères importants pour les corrélations sur de grandes distances. Le découpage ainsi obtenu, de la Zone à *Avramidiscus kiliani* à la zone à *Gerhardtia sartousiana*, permettra aux collègues stratigraphes de confronter leurs résultats sur des bases fiables.

Les recherches exhaustives réalisées dans la Barrémien inférieur, notamment dans le Barrémien inférieur stratotypique, nous permettent de positionner des clous d'or à la base de chaque zone de ce sous-étage. Dans la coupe stratotypique, les clous d'or marquant les limites inférieures de ces zones sont donc fixés :

- à la base du banc n° 72/041 pour la Zone à *Avramidiscus kiliani* ;
- à la base du banc n° 94/041 pour la Zone à *Kotetishvilia nicklesi* ;
- à la base du banc n° 109-1/041 pour la Zone à *Nicklesia pulchella* ;
- à la base du banc n° 112-5/041 pour la Zone à *Kotetishvilia compressissima* ;
- à la base du banc n° 125/041 pour la Zone à *Coronites darsi*.

Le tableau 4 illustre nos résultats ; il pourra servir pour de nouvelles améliorations du découpage stratigraphique ammonitique de l'étage Barrémien.

ZONES	SOUS-ZONES et HORIZONS	BANCS REPÈRES		
		Stratotype 041	C. de Barral 831	Autres
<i>Gerhardtia sartousiana</i>	SHMA <i>Gerhardtia provincialis</i>	Condensation ?		284/045
	SHA <i>Gerhardtia provincialis</i>	162/041		280/045
	SHA? <i>Gerhardtia sartousiana</i>	160-1/041	165b/831	276/045
<i>Heinzia sayni</i>	SHMA <i>Camerei. limentinus</i>		163/831	
	SHA <i>Barrancylo. barremense</i>	151-2/041		
	SHA <i>Heinzia sayni</i>	147-2/041	145/831	
<i>Holcodiscus uhligi</i>				
	SHA <i>Holcodiscus uhligi</i>	140/041	Lacune	
<i>Coronites darsi</i>	SHA <i>Heinzia hispanica</i>		144/831	
	SHA <i>Macroscaph. tirolensis</i>	134/041	142c/831	
	SHMA <i>Heinzia caicedi</i>		142b/831	
	SHMA <i>Curiolia heinzi</i>		142a/831	
	SHA <i>Coronites darsi</i>	125/041	141/831	140/832
<i>Kotetishvilia compressissima</i>	SHA <i>Subtorcapella defayi</i>	120/041	140/831	
	SHMA <i>Heinzia communis</i>		137b/831	
	SHA <i>Holcod. caillaudianus</i>		136/831	
	SHMA <i>Kotet. compressissima</i>	116/041	135/831	135/044
	SHA <i>Metah. fallax et nodosus</i>	112-5/041	135/831	135/044
<i>Nicklesia pulchella</i>				
	SHA <i>Nicklesia pulchella</i>	109-1/041	134b/831	122/044
<i>Kotetishvilia nicklesi</i>	SHA <i>Almohadites camelinus</i>	105/041	134a/831	17/062
	SHA <i>Kotetishvilia nicklesi</i>	94/041	122/831	
<i>Avramidiscus kiliani</i>	SHA <i>Psilotissotia colombiana</i>	89/041	121b/831	
	SHA <i>Psilotissotia mazuca</i>	75/041		
	SHA <i>Avramidiscus kiliani</i>	72/041		

TABLEAU 4.— Biostratigraphie ammonitique du Barrémien, de la Zone à *Avramidiscus kiliani* à la Zone à *Gerhardtia sartousiana*.

Code des coupes citées : 041, stratotype d'Angles ; 044, ravin de Savoye près Castellane ; 045, oratoire de la Gardiette près Vergons ; 062, Chapelle Saint-Martin près Escagnolles ; 831, le Clos de Barral près la Bastide ; 832, Chapelle Sainte-Anne près le Bourguet.

Pour les coupes n° 062 et 831, voir J. Vermeulen, 1980 a.

Chapitre 3

HISTORIQUE DES ÉTUDES SUR LA FAMILLE DES PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890, *emend.*

L'histoire de la famille des PULCHELLIIDAE a débuté il y a environ cent cinquante ans ; pendant cette période, les classifications proposées pour cette famille d'ammonites ont été, au cours du temps, l'objet de modifications importantes. Dans cet historique nous évitons, dans la mesure du possible, de discuter des synonymies successives à tous les rangs taxinomiques. Toutefois, lorsque les déterminations ont été erronées ou ont entraîné des modifications conceptuelles et taxinomiques importantes, nous donnons la détermination actuelle.

Au vu des études effectuées sur cette famille nous distinguons quatre grandes périodes.

1.- 1838 – 1889, LES DONNÉES PREMIÈRES

1838-1839. *Ammonites galeatus* VON BUCH, 1838 = *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1838), est la première espèce de Pulchellide créée.

1841. Création de *A. tocamensis* LEA, 1841 (Notice of the ool. form. Trans. Am. Phil. Soc., Vol. VII, Pl. VIII, fig. 2).

1841. *Ammonites pulchellus* D'ORBIGNY, 1841, *Ammonites compressissimus* D'ORBIGNY, 1841, *Ammonites sartousianus* D'ORBIGNY, 1841 et *Ammonites didayanus* D'ORBIGNY, 1841 sont créées dans la Paléontologie Française.

1842. A. d'Orbigny crée *Ammonites dumasianus* D'ORBIGNY, 1842 et *Ammonites colombianus* D'ORBIGNY, 1842, pour des spécimens ramenés de Colombie par M. Boussingault.

1850. Diagnose, sans figuration, de *Ammonites provincialis* D'ORBIGNY, 1850.

1852. *A. masylaeus* COQUAND, 1852 est créée pour un spécimen récolté dans l'Oued Cheniour, Algérie ; l'auteur republiera sa description, sans la modifier, en 1854 et 1862.

1856. Dans un travail dédié aux habitants de la Colombie, H. Karsten crée les espèces *Ammonites leonhardianus* KARSTEN, 1856, *Ammonites galeatoides* KARSTEN, 1856, *Ammonites caicedi* KARSTEN, 1856 et *Ammonites lindigii* KARSTEN, 1856 ; l'auteur figure également des spécimens qu'il attribue aux espèces *A. galeatus* VON BUCH = *Gerhardtia veleziensis* HYATT,

1903, *A. didayanus* D'ORBIGNY = *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), *A. pulchellus* D'ORBIGNY = *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841) et *A. compressissimus* D'ORBIGNY = *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1839). Ce travail sera republié en 1886, puis en 1887.

1860. W. Ooster crée *A. favrei* OOSTER, 1860 pour des spécimens récoltés à La Veveyse près de Châtel-Saint-Denis, Suisse.

1879. *Ammonites sauvageai* HERMITE, 1879 est créée pour un spécimen récolté à Bendinat, Majorque (Baléares).

1880. Les espèces *A. dutruei* COQUAND, 1880 et *A. ouachensis* COQUAND, 1880 sont créées. En cours d'impression, H. Coquand rajoute les espèces *A. sinzora* COQUAND, 1880 et *A. mazuca* COQUAND, 1880 ; ces espèces sont toutes décrites sommairement mais elles ne sont pas figurées.

1882. Création du genre *Pulchellia* UHLIG, 1882, pour les *Pulchelli* pars de A. d'Orbigny et pour les *Laticostati* de Pictet. V. Uhlig classe dans son nouveau genre les espèces *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1839), *Pulchellia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841), *Pulchellia didayana* (D'ORBIGNY, 1841), *Pulchellia karsteni* n. sp., *Pulchellia lindigii* (KARSTEN, 1856) et *Pulchellia caicedi* (KARSTEN, 1856). Aucune espèce type n'est désignée et les auteurs considéreront ultérieurement comme générotipe *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1838), première espèce citée par V. Uhlig [1882, p. 88].

1883. V. Uhlig figure le spécimen type de *Pulchellia karsteni* UHLIG, 1882 et un spécimen topotypique de *Pulchellia provincialis* (D'ORBIGNY, 1841).

1884. *Ammonites saunieri* TORCAPEL, 1884 est créée pour deux spécimens trouvés dans le Barrémien des Augustines près de Brouzet, Gard.

1886. C. Heinz figure, sans les décrire, quelques espèces de Pulchellides décrites antérieurement par H. COQUAND : *A. dutruei* COQUAND, 1880, *A. ouachensis* COQUAND, 1880 et *A. heinzi* COQUAND, 1880 ; il figure également une autre Pulchellide, sous le nom erroné de *Ammonites gildon* COQUAND, 1880.

1887. V. Uhlig figure un spécimen déterminé *Pulchellia* aff. *lindigii* KARST. = *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856).

1888. W. Kilian, dans sa description de la Montagne de Lure, crée l'espèce *Pulchellia sellei* KILIAN, 1888.

Pendant cette période, seul le genre *Pulchellia* UHLIG, 1882 est créé, alors que vingt-trois espèces de PULCHELLIIDAE sont créées.

2.- 1890-1923, STRUCTURATION DE LA FAMILLE DES PULCHELLIIDAE

1890. H. Douvillé crée la famille des PULCHELLIIDAE qui regroupe des genres possédant une ligne de suture semblable et en particulier, une selle externe divisée en deux parties par un lobule auxiliaire.

La famille est subdivisée en trois groupes :

- dans le premier sont classés les genres *Stoliczkaia* NEUMAYR, 1875 et *Scaphites* MEEK, 1876.
- le second correspond au genre *Tissotia* DOUVILLÉ, 1890 nouvellement créé [Douvillé, 1890, p. 285].
- dans le troisième sont classés les genres *Pulchellia* UHLIG, 1882 et *Neolobites* FISCHER, 1882.

En terminant la description de cette nouvelle famille, l'auteur envisage une parenté entre les PULCHELLIIDAE et les OPPELIIDAE du Jurassique.

1890. À partir de spécimens récoltés dans le Sud-Est de l'Espagne, R. Nicklès crée les espèces *Pulchellia* (*Stoliczkaia* ?) *mariolae* NICKLÈS, 1890, *Pulchellia* (*Stoliczkaia* ?) *zeilleri* NICKLÈS, 1890 et *Pulchellia* (*Tissotia* ?) *chalmasi* NICKLÈS, 1890. Il figure également d'autres spécimens qu'il rapporte à *Pulchellia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841) = *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903), *Pulchellia sauvageaui* (HERMITE, 1879) et *Pulchellia* (*Stoliczkaia* ?) *pulchella* (D'ORBIGNY, 1841).

L'auteur admet une division en trois groupes du genre : les espèces bicarénées, les espèces carénées et les espèces à région ventrale arrondie.

1890. Dans une note à l'Académie des Sciences, sur les ammonites du Djebel-Ouach, G. Sayn distingue deux groupes dans le genre *Pulchellia* UHLIG, 1882 : le groupe de *Pulchellia sauvageaui* (HERMITE, 1879) et le groupe de la nouvelle espèce *Pulchellia subcaicedi* SAYN, 1890 ; il cite aussi les espèces nouvelles *Pulchellia hoplitoides* et *Pulchellia coronatiformis*.

1890. G. Sayn décrit et figure les spécimens pyriteux du Djebel-Ouach, Algérie, et crée les espèces *Pulchellia changarnieri* SAYN, 1890, *Pulchellia coronatoides* SAYN, 1890 (ex *P. coronatiformis*), *Pulchellia hoplitiformis* SAYN, 1890 (ex *P. hoplitoides*), *Pulchellia danremonti* SAYN, 1890 et *Pulchellia subcaicedi* (SAYN, 1890). Il décrit et figure d'autres spécimens qu'il rapporte aux espèces *Pulchellia sauvageaui* (HERMITE, 1879), *Pulchellia ouachensis* (COQUAND, 1880), *Pulchellia heinzi* (COQUAND in HEINZ, 1880) et *Pulchellia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850) = *Heinzia sayni* HYATT, 1903.

L'auteur met en synonymie les espèces *Pulchellia sauvageaui* (HERMITE, 1879) et *Pulchellia dutrugei* (COQUAND, 1880).

G. Sayn reprend sa division du genre *Pulchellia* UHLIG, 1882 en deux groupes :

- le groupe de *Pulchellia sauvageaui* (HERMITE, 1879) et de *Pulchellia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841) qui, en Algérie, comprend les espèces *Pulchellia sauvageaui* (HERMITE, 1879), *Pulchellia changarnieri* SAYN, 1890 et *Pulchellia ouachensis* (COQUAND, 1880) ;
- le groupe de *Pulchellia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850) et de *Pulchellia subcaicedi* SAYN, 1890, qui comprend les espèces *Pulchellia heinzi* (COQUAND, 1880), *Pulchellia danremonti* SAYN, 1890, *Pulchellia hoplitiformis* SAYN, 1890, *Pulchellia subcaicedi* SAYN, 1890, *Pulchellia coronatoides* SAYN, 1890, *Pulchellia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850) et *Pulchellia* cf. *caicedi* (KARSTEN, 1856).

Pour ce deuxième groupe, G. Sayn propose dans une note infrapaginale [1890, p. 23], le sous-genre *Heinzia* SAYN, 1890, sans désigner de génératype.

De par les caractères des lignes de suture, il considère [1890, p. 22] les *Pulchellia* (= PULCHELLIIDAE) comme un rameau voisin des *Oxynoticeras* du Jurassique.

1894. R. Nicklès complète son étude des ammonites du Crétacé inférieur du Sud-Est de l'Espagne ; il observe que la répartition du genre *Pulchellia* UHLIG, 1882 en trois groupes « ne doit pas être acceptée d'une manière trop absolue » et affirme les « grandes affinités avec les *Oxynoticeratidae*. »

Dans une étude comparative l'auteur démontre la séparation spécifique de *Pulchellia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841) et de *Pulchellia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), espèces que Kilian [1888 b] avait précédemment mises en synonymie.

Les espèces *Pulchellia schlumbergeri* NICKLÈS, 1894, *Pulchellia oehlerti* NICKLÈS, 1894, *Pulchellia fouquei* NICKLÈS, 1894, *Pulchellia defforgesi* NICKLÈS, 1894, *Pulchellia bergeroni* NICKLÈS, 1894, *Pulchellia levyi* NICKLÈS, 1894, *Pulchellia bertrandi* NICKLÈS, 1894, *Pulchellia malladae* NICKLÈS, 1894, *Pulchellia nolani* NICKLÈS, 1894, *Pulchellia haugi* NICKLÈS, 1894, *Pulchellia lapparenti* NICKLÈS, 1894, *Pulchellia reigi* NICKLÈS, 1894, *Pulchellia moltoi* NICKLÈS, 1894, *Pulchellia* (*Heinzia*) *lorioli* NICKLÈS, 1894 et *Neolobites* (?) *cotteaui* NICKLÈS, 1894, sont créées.

L'auteur décrit et figure des spécimens qu'il attribue à *Pulchellia mariolae* NICKLÈS, 1890 et il figure un spécimen, déterminé *Pulchellia* cf. *provincialis* dont il décrit la ligne de suture.

1895. *Pulchellia* (*Heinzia*) *coralliophila* SAYN, 1895 est créée pour deux spécimens récoltés à Pinet, Drôme.

1897. K. Gerhardt classe les espèces du genre *Pulchellia* UHLIG, 1882 en trois groupes :

- le groupe de *Pulchellia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841) dans lequel sont classées vingt-sept espèces ;
- le groupe de *Pulchellia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841) dans lequel sont classées onze espèces ;
- le groupe de *Pulchellia mazylaea* (COQUAND, 1852) dans lequel sont classées huit espèces.

Les espèces *Pulchellia selecta* GERHARDT, 1897, *Pulchellia hettneri* GERHARDT, 1897 et *Pulchellia fasciata* GERHARDT, 1897 sont décrites et figurées. L'auteur décrit et figure également des spécimens attribués à *Pulchellia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841), *Pulchellia didayana* (D'ORBIGNY, 1841), *Pulchellia galeatoides* (KARSTEN, 1856), *Pulchellia caicedi* KARSTEN, 1856, *Pulchellia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), *Pulchellia* aff. *pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), *Pulchellia leonhardiana* (KARSTEN, 1856) et *Pulchellia chalmasi* NICKLÈS, 1890. L'auteur considère l'espèce *Pulchellia lindigii* (KARSTEN, 1856) comme une variété de *Pulchellia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850).

1898 et 1900. I. Simionescu décrit et figure un spécimen déterminé comme *Pulchellia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), = *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856).

1900. V. Paquier crée *Desmoceras sayni* PAQUIER, 1900 = *Subsaynella sayni* (PAQUIER, 1900).

1900. Le genre *Psilotissotia* HYATT, 1900 est créé. A. Hyatt désigne *Psilotissotia chalmasi* (NICKLÈS, 1890) comme générotipe. Ce nouveau genre est classé dans les TISSOTIIDAE HYATT, 1900.

1901. G. Sayn classe dans les Pulchelliidés les genres *Garnieria* SAYN, 1901, *Mortoniceras* MEEK, 1876, et le sous-genre *Delphinites* SAYN, 1901.

1901. Ch. Sarasin et Ch. Schöndelmayer révisent l'espèce *Pulchellia favrei* (OOSTER, 1860) ; ils mettent en synonymie mineure de cette espèce, *Pulchellia mariolae* NICKLÈS, 1890 et ils remarquent également la description et la figuration originales contradictoires de *Pulchellia masylaues* (COQUAND, 1852).

1903. T. W. Stanton publie un mémoire posthume de A. Hyatt. La famille des HEINZIIDAE HYATT, 1903 est créée ; le schéma évolutif proposé pour les genres de cette famille est exclusivement basé sur des ressemblances morphologiques.

Quatre genres constituent la famille :

- le genre *Heinzia* SAYN, 1890, *nom. transl.* HYATT, 1903, dont *Heinzia sayni* HYATT, 1903 est désignée comme générotipe, et dans lequel sont classées les espèces *Heinzia sayni* HYATT, 1903, *Heinzia lorioli* (NICKLÈS, 1894), *Heinzia heinzi* (COQUAND, 1880), *Heinzia hispanica* HYATT, 1903, *Heinzia pulchelliformis* HYATT, 1903 (non figurée), *Heinzia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), *Heinzia matura* HYATT, 1903 et *Heinzia ouachensis* (COQUAND, 1880) ;
- le genre *Coronites* HYATT, 1903, dont *Coronites coronatoides* (SAYN, 1890) est désigné comme générotipe et dans lequel sont classées les espèces

Coronites coronatoides (SAYN, 1890) et *Coronites hoplitiformis* (SAYN, 1890) ;

- le genre *Karstenia* HYATT, 1903 [*Carstenia* in Hyatt, 1903, p. 133], dont *Karstenia lindigii* (KARSTEN, 1856) est désignée comme générotipe [Hyatt, 1903, p. 133] et qui comprend les espèces *Karstenia lindigii* (KARSTEN, 1856), *Karstenia caicedi* (KARSTEN, 1856), *Karstenia subcaicedi* (SAYN, 1890), attribuée par erreur à H. Karsten [Hyatt, 1903, p. 134], *Karstenia tuberculata* HYATT, 1903 = *Pulchellia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850) in Gerhardt, 1897, et *Karstenia galeata*, *sensu* d'Orbigny, 1842 ;

- le genre *Gerhardtia* HYATT, 1903, relié phylétiquement, d'après l'auteur, au genre *Heinzia* SAYN, 1890, dont *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856) est désignée comme générotipe [Hyatt, 1903, p. 135] et qui comprend les espèces *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856), *Gerhardtia galeatus sensu* KARSTEN, 1856 et *Gerhardtia veleziensis* HYATT, 1903 = *Pulchellia didayi* in Gerhardt [1897].

L'origine de la famille des PULCHELLIIDAE est située par A. Hyatt dans le genre *Heinzia* SAYN, 1890, avec *Psilopulchellia* HYATT, 1903 comme genre primitif, non défini par l'auteur. L'évolution de cette famille est représentée par un schéma qui traduit une méconnaissance importante des répartitions stratigraphiques des genres de cette famille, et de celles des espèces classées dans ces genres.

Dans les PULCHELLIIDAE, A. Hyatt classe six genres :

- le genre *Psilopulchellia* HYATT, 1903, non défini ;
- le genre *Nicklesia* HYATT, 1903 dont *Nicklesia dumasiana* (D'ORBIGNY, 1842) est désignée comme générotipe, et qui comprend les espèces *Nicklesia dumasiana* (D'ORBIGNY, 1842), *Nicklesia moltoi* (NICKLÈS, 1894), *Nicklesia levyi* (NICKLÈS, 1894), *Nicklesia nolani* (NICKLÈS, 1894), *Nicklesia lapparenti* (NICKLÈS, 1894), *Nicklesia zeilleri* (NICKLÈS, 1890), *Nicklesia malladae* (NICKLÈS, 1894), *Nicklesia bertrandi* (NICKLÈS, 1894), *Nicklesia alicantensis* HYATT, 1903 = *Pulchellia* (Stol. ?) *pulchella* in Nicklès, 1890, p. 13, Pl. I, fig. 10, 11, *Nicklesia karsteni* (UHLIG, 1882), *Nicklesia lenticulata* HYATT, 1903 = *Pulchellia* aff. *pulchella* in Gerhardt, 1897, p. 154, Pl. III, fig. 9, et *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841).
- le genre *Subpulchellia* HYATT, 1903 dont *Subpulchellia castellanensis* HYATT, 1903 est désignée comme générotipe, et qui comprend les espèces *Subpulchellia castellanensis* HYATT, 1903, *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894), *Subpulchellia fouquei* (NICKLÈS, 1894) et *Subpulchellia sauvageaui* (HERMITE, 1879) ;
- le genre *Pulchellia* UHLIG, 1882, qui comprend les espèces *Pulchellia nicklesi* HYATT, 1903 = *Pulchellia compressissima* in Nicklès, 1890, p. 8, Pl. I et III, *Pulchellia schlumbergeri* (NICKLÈS, 1894), *Pulchellia columbiana* HYATT, 1903 = *Pulchellia compressissima* in Gerhardt, 1897 = *Pulchellia galeata* (VON BUCH,

1838), *Pulchellia selecta* (GERHARDT, 1897), *Pulchellia hettneri* (GERHARDT, 1897), *Pulchellia changarnieri* SAYN, 1890, *Pulchellia kiliani* HYATT, 1903 = *Pulchellia ouachensis* var. in Sayn 1890, Pl. I, fig. 15, et *Pulchellia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841) ;

– le genre *Psilotissotia* HYATT, 1900, qui comprend les espèces *Psilotissotia chalmasi* (NICKLÈS, 1890), *Psilotissotia mariolae* (NICKLÈS, 1890), *Psilotissotia defforgesii* (NICKLÈS, 1894), *Psilotissotia reigi* (NICKLÈS, 1894) et *Psilotissotia haugi* (NICKLÈS, 1894) ;

– le genre *Lopholobites* HYATT, 1903 comprenant seulement l'espèce *Lopholobites cotteau* (NICKLÈS, 1894).

1904. dans une analyse du travail de H. Hyatt [1903], G. Sayn désigne *Ammonites caicedi* KARSTEN, 1856 comme générotype de *Karstenia* HYATT, 1903, alors que A. Hyatt avait désigné *Karstenia lindigii* (KARSTEN, 1856) l'année précédente.

1911. H. Douvillé reprend sa classification des PULCHELLIIDAE de 1890, en y classant toujours toutes les ammonites à sutures simples, du Crétacé inférieur au Crétacé terminal. Il y distingue alors sept sous-familles, les Pulchelliinés, les Mortoniceratinés, les Acanthoceratinés, les Mantelliceratinés, les Vascoceratinés, les Tissotiinés et les Hoplitoidinés. Seule la sous-famille des Pulchelliinés, qui regroupe selon l'auteur les formes primitives de sa famille des Pulchelliidés, entrent dans le cadre de notre étude. Dans cette sous-famille, sont classés les genres *Nicklesia* HYATT, 1903, *Pulchellia* UHLIG, 1882, *Psilotissotia* HYATT, 1900 et *Heinzia* SAYN, 1890. H. Douvillé désigne *Heinzia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850) comme générotype du genre *Heinzia* SAYN, 1890. Cette désignation, non valable puisque postérieure à celle de A. Hyatt, sera à l'origine de nombreuses erreurs [Bürgl, 1956 ; Kotetishvili, 1980 ; Delanoy, 1992 ; Cecca, 1995 ; Patarroyo Gama, 1999].

1911. Dans son étude de la Chaîne Numidique et des Monts de Constantine L. Joleaud crée les espèces *Pulchellia fischeuri* JOLEAUD, 1911, *Pulchellia (Heinzia) cirtae* JOLEAUD, 1911 et *Pulchellia (Heinzia) numidica* JOLEAUD, 1911.

1920. À partir d'observations portant sur la morphologie et l'ontogenèse des différentes espèces, puisque « on ne peut pas se baser sur leur ordre d'apparition pour tenter d'y suivre des rameaux phylétiques » [Gignoux, 1920, p. 140], M. Gignoux déduit que les formes bicarénées dérivent des formes à région siphonale arrondie, que les formes ornées dérivent de types ancestraux lisses et que les Pulchellies vigoureusement ornementées et tuberculées représentent le terme de cette évolution [Gignoux, 1920, p. 141].

Malgré les nombreux travaux antérieurs sur la systématique des PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890, M. Gignoux adopte « la manière de voir de M. H. Douvillé » [Gignoux, 1920, p. 142], en admettant les genres *Pulchellia* UHLIG, 1882, *Psilotissotia* HYATT, 1900 et *Lopholobites* HYATT, 1903, « mais en reléguant à l'état de sous-genre » l'ancien genre *Nicklesia* HYATT,

1903. Il met en synonymie mineure de *Pulchellia* UHLIG, 1882, le genre *Heinzia* SAYN, 1890 [Gignoux, 1920, p. 155].

Le sous-genre *Nicklesia* HYATT, 1903, est divisé en deux groupes :

- le groupe des *Nicklesia* lisses ou peu ornées ;
- le groupe des *Nicklesia* ornées.

Dans le sous-genre *Pulchellia* UHLIG, 1882 s. str., sont distingués :

- le groupe des *Pulchellia* s. str. peu ornées, représenté par *Pulchellia sauvageau* (HERMITE, 1879) ;
- le groupe des *Pulchellia* s. str. à côtes bien marquées mais sans tubercules, représenté par *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1839) ;
- le groupe des *Pulchellia* s. str. tuberculées, représenté par *Pulchellia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), dans lequel l'auteur distingue les sous-groupes de *Pulchellia provincialis* (D'ORBIGNY, 1840), de *Pulchellia heinzi* (COQUAND) in Sayn, 1890, de *Pulchellia ouachensis* COQUAND, 1880 et de *Pulchellia coronatoides* SAYN, 1890. *Pulchellia saunieri* TORCAPEL, 1884 est classée avec doute dans ce groupe.

Le genre *Psilotissotia* HYATT, 1900, qui regroupe les Pulchellies carénées, n'est pas divisé en sous-genres. M. Gignoux admet [1920, p. 160] « les affinités les plus étroites » entre les *Nicklesia* lisses et les *Psilotissotia* primitives. *Psilotissotia mariolae* NICKLÈS, 1890 est mise en synonymie mineure de *Psilotissotia favrei* (OOSTER, 1860).

Le genre *Lopholobites* HYATT, 1903 reste toujours monotypique et énigmatique.

1923. Création de *Psilotissotia cortazari* FALLOT & TERMIER, 1923, pour un spécimen récolté à Cala del Jonch, Ibiza, Baléares.

1923. L. F. Spath crée le genre *Subsaynella*.

Pendant trente-trois ans, ont été créés huit genres et quarante-et-une espèces appartenant à la famille des PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 *emend*, telle qu'elle est conçue aujourd'hui. Remarquons que les deux familles HEINZIIDAE HYATT, 1903 et PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 *emend* HYATT, 1903, correspondent presque à la famille des PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 *emend*, dans sa conception actuelle. Les bases d'une classification moderne sont donc déjà créées. Pendant cette période, les différents hypothèses de systématique familiale montrent combien est préjudiciable la méconnaissance de la répartition stratigraphique des espèces concernées.

3.– 1924 - 1960, PÉRIODE COLOMBIENNE

Pendant cette période, les études sur la famille des PULCHELLIIDAE sont effectuées essentiellement sur des spécimens de Colombie.

1924. L. W. Collet étudie des spécimens récoltés à Velez, Colombie, par H. Eugster et adopte la classification de M. Gignoux. L'auteur considère [Collet, 1924, p. 489] *Karstenia tuberculata* (HYATT, 1903) comme une variété de *Karstenia lindigii* (KARSTEN, 1856) et affirme que « la ressemblance entre l'adulte de *A. lindigii* et de *P. provincialis* est un phénomène de convergence » [Collet, 1924, p. 490] ; il admet également que *Gerhardtia veleziensis* HYATT, 1903 peut être considérée comme une variété de *Pulchellia galeata* (BUCH, 1838) et « la *P. galeatoides* comme une variété extrême de *P. galeata* » ; il considère également l'apparition de *Gerhardtia lindigii* (KARSTEN, 1856) comme le résultat d'une mutation réalisée chez *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856) ou chez *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1838).

1935. R. Stahlecker étudie le Néocomien de l'île Mayo, Cap-Vert, et figure trois spécimens qu'il classe dans les espèces *Pulchellia rhombocostata* n. sp. et *Pulchellia* (?) *africana* n. sp. ; un quatrième spécimen est figuré sous le nom de *Douvilleiceras irregulare* n. sp. L'état de conservation de *Pulchellia africana* n. sp., ainsi que le pressent son inventeur, ne permet pas une attribution certaine au genre *Pulchellia* UHLIG, 1882, voire aux PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.* et l'état fragmentaire des spécimens de *Pulchellia rhombocostata* n. sp. ne permet pas d'établir une synonymie précise, aux rangs générique et spécifique, de cette espèce. *Douvilleiceras irregulare* n. sp. pourrait être une *Heinzia* ou une *Gerhardtia*.

1937. L. Riedel étudie quelques ammonites du Crétacé inférieur de la Cordillère Orientale de Colombie ; neuf espèces appartenant aux PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.* sont étudiées, *Nicklesia dumasiana* (D'ORBIGNY, 1842), *Nicklesia zeilleri* (NICKLÈS, 1890), *Nicklesia alicantensis* HYATT, 1903, *Pulchellia galeatoides* (KARSTEN, 1856), *Pulchellia multicostata* n. sp., *Pulchellia* aff. *fasciata* GERHARDT, 1897, *Pulchellia* cf. *hispanica* HYATT, 1903, *Pulchellia* aff. *hettneri* GERHARDT, 1897 et *Carstenia* cf. *lindigii* (KARSTEN, 1856). Les très bonnes figurations des spécimens étudiés permettent d'établir aisément leur synonymie.

1937. G. Cottreau révisé et figure les types du Prodrome de paléontologie stratigraphique universelle de A. d'Orbigny ; il figure l'un des spécimens utilisés par d'Orbigny pour définir l'espèce *Ammonites provincialis* (D'ORB.), ce spécimen devenant ainsi le lectotype de *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850).

1938. *Pulchellia popenoei* ANDERSON, 1938 est créée pour quatre spécimens récoltés à la Roaring River, localité n° 967, Californie, U.S.A.

1938. E.C.H. Roschen étudie des PULCHELLIIDAE de Colombie déposées au Musée National des Etats-Unis. Il crée les espèces *Pulchellia* (*Nicklesia*) *richardsi*, *Pulchellia* (*Nicklesia*) *willardi*, *Pulchellia* (*Nicklesia*) *raquirai* = synonymes mineurs de *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), *Pulchellia subcompressissima* =

Gerhardtia galeatoides (KARSTEN, 1856), *Pulchellia rolloti* = *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856), *Pulchellia berryi* = *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856), *Pulchellia reesidei* = *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856) et *Karstenia collinsi* ROSCHEN, 1929 ; deux nouvelles variétés sont également créées : *Pulchellia galeata* var. *semicostatum* = ? *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856), et *Pulchellia veleziensis* var. *leivai* = *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856).

Cette étude exclusivement typologique a permis la création d'espèces nouvelles qui correspondent pour la plupart, soit à des espèces plus anciennes mal interprétées par cet auteur, comme *Pulchellia compressissima* = *Gerhardtia lindigii* (KARSTEN, 1856), *Pulchellia galeata* = *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856), soit à des simples variants morphologiques classables dans des espèces déjà créées.

1945. Royo y Gomez décrit sommairement deux spécimens de *Pulchellia* (*Psilotissotia*) *chalmasi* (NICKLÈS) dont le plus grand a un diamètre de 35 mm ; il donne la liste des fossiles barrémiens de sept localités colombiennes et propose des synonymies dont nous reproduisons celles (simplifiées) qui nous semblent intéressantes :

– *Pulchellia* (*Heinzia*) *selecta* GERHARDT = *Ammonites galeatus* in d'Orbigny (pars) ;

– *Pulchellia* (*Heinzia*) *lindigii* (KARSTEN) = *Pulchellia provincialis* (D'ORBIGNY) = *Carstenia* ? *tuberculata* HYATT = *Pulchellia provincialis* var. *lindigii* in Collet = *Pulchellia* (*Heinzia*) *provincialis* in Roman ;

– *Pulchellia* (*Heinzia*) *veleziensis* (HYATT) = *A. didayanus* KARSTEN = *Pulchellia didayi* (GERHARDT) ;

– *Pulchellia* (*Heinzia*) *galeatoides* (KARSTEN) = *Gerhardtia galeatoides* HYATT = *Pulchellia galeata* var. *semicostatum* ROSCHEN = *Pulchellia berryi* ROSCHEN = *Pulchellia reesidei* ROSCHEN ;

– *Pulchellia* (*Heinzia*) *hettneri* GERHARDT = *Pulchellia selecta* in Collet = *Pulchellia selecta* in Roschen (pars) ;

– *Pulchellia* (*Nicklesia*) *dumasi* (D'ORBIGNY) = *Pulchellia* aff. *pulchella* in GERHARDT (pars) = *Pulchellia* (*Nicklesia*) *richardsi* ROSCHEN = *Pulchellia* (*Nicklesia*) *lenticulata* in Roschen = *Pulchellia* (*Nicklesia*) *willardi* ROSCHEN = *Pulchellia* (*Nicklesia*) *raquirai* ROSCHEN ;

– *Pulchellia* (*Heinzia*) *galeata* (VON BUCH) = *A. tocamensis* LEA = *Pulchellia galeata* in UHLIG = *Pulchellia subcompressissima* ROSCHEN ;

– *Pulchellia* (*Nicklesia*) *alicantensis* (HYATT) = *Pulchellia* (*Stoliczkaia* ?) *pulchella* NICKLÈS.

L'auteur souligne les analogies fauniques existant entre la faune barrémienne de Colombie et celle du domaine méditerranéen, d'Espagne, de France et d'Algérie.

1956. H. Bürgl étudie les PULCHELLIIDAE de Colombie ; à partir de 609 exemplaires il distingue trente-deux espèces, dont treize nouvelles, et six sous-espèces, dont

cinq nouvelles, qui sont classées dans les quatre genres *Nicklesia* HYATT, 1903, *Psilotissotia* HYATT, 1900, *Pulchellia* UHLIG, 1882 et *Heinzia* SAYN, 1890 (BÜRGL, 1956, p. 3).

Dans les PULCHELLIIDAE, qu'il fait dériver des DESMOCERATACEAE [Bürgl, 1956, p. 25], H. Bürgl classe les genres *Nicklesia* HYATT, 1903, *Subpulchellia* HYATT, 1903, *Pulchellia* UHLIG, 1882, *Heinzia* SAYN, 1890, *Psilotissotia* HYATT, 1900 et *Lopholobites* HYATT, 1903.

Dans le genre *Pulchellia* UHLIG, 1882, l'auteur classe les sous-genres *Nicklesiella* n. subgen., *Semipulchellia* n. subgen., *Pulchellia* s. str., *Caicedia* n. subgen. et *Hettneria* n. subgen. ; dans le genre *Heinzia* SAYN, 1890, il classe les sous-genres *Gerhardtia* HYATT, 1903, *Heinzia* s. str. et *Carstenia* HYATT, 1903 emend. COLLET, 1924.

Les espèces étudiées appartiennent aux PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1911 emend. VERMEULEN 1995, à l'exception de *Psilotissotia maxima* n. sp. = *Buergliceras maxima* (BÜRGL, 1956) qui appartient aux BUERGLICERATINAE VERMEULEN 1995 et de *Psilotissotia malladae* (NICKLÈS, 1894) et *Psilotissotia chalmasi andina* n. subsp. qui appartiennent aux PSILOTISSOTIINAE VERMEULEN 1995 bien que, au vu des figures, les spécimens attribués à *Psilotissotia malladae* (NICKLÈS, 1894) ne semblent pas appartenir à cette espèce. De plus, si l'appartenance à l'espèce de R. Nicklès est bien confirmée ultérieurement, la position stratigraphique donnée par Bürgl serait très probablement erronée.

Les espèces et sous-espèces nouvellement créées sont :

- *Nicklesia dumasiana retrocurvata* BÜRGL, 1956 = *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841) ;
- ? *Nicklesia* ? *nodosa* BÜRGL, 1956 ;
- *Nicklesia didayana multifida* BÜRGL, 1956 = *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841) ;
- *Pulchellia* (*Nicklesiella*) *leivaensis* BÜRGL, 1956 = ? *Heinzia communis* (BÜRGL, 1956) ;
- *Pulchellia* (*Nicklesiella*) *pseudokarsteni* BÜRGL, 1956 = ? *Heinzia communis* (BÜRGL, 1956) ;
- *Pulchellia* (*Semipulchellia*) *elegans* BÜRGL, 1956 (= détermination difficile sans observation de l'holotype) ;
- *Pulchellia* (*Semipulchellia*) *communis* BÜRGL, 1956 = *Heinzia communis* BÜRGL, 1956 ;
- *Pulchellia* (*Semipulchellia*) *robusta* BÜRGL, 1956 = *Heinzia communis* BÜRGL, 1956 ;
- *Pulchellia* (*Pulchellia*) *galeata ornata* BÜRGL, 1956 ;
- *Pulchellia* (*Pulchellia*) *riedeli* BÜRGL, 1956 ;
- *Pulchellia* (*Pulchellia*) *radians* BÜRGL, 1956 ;
- *Pulchellia* (*Caicedia*) *royoi* BÜRGL, 1956 ;
- *Pulchellia* (*Hettneria*) *orbignyi* BÜRGL, 1956 ;
- *Heinzia* (*Heinzia*) *colleti* BÜRGL, 1956 ;
- *Heinzia* (*Gerhardtia*) *galeatoides reesidei* BÜRGL, 1956 ;
- *Psilotissotia chalmasi andina* BÜRGL, 1956 = ? *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880) ;
- *Psilotissotia maxima* BÜRGL, 1956 = *Buergliceras maxima* BÜRGL, 1956. Le critère essentiel de

différenciation spécifique employé est le nombre de côtes par tour de spire. Bien que de nouvelles données sur la répartition stratigraphique des espèces soient acquises dans cette étude, elles ne sont pas encore suffisamment précises pour que l'évaluation de la variabilité intraspécifique puisse être abordée pleinement.

H. Bürgl [1956, p. 13-18] traite du développement ontogénique et de la variabilité des caractères morphologiques des PULCHELLIIDAE ; il affirme (traductions) : « Il est vraiment très probable, que la ressemblance entre les formes adultes des espèces élancées (graciles) et des espèces robustes est l'expression d'une parenté étroite, et que la "convergence" des formes adultes est due à un processus de protérognèse » et (p. 14) « que leur ornementation (des espèces robustes) vigoureuse n'est pas causée par la parenté (avec les espèces graciles) mais par des mutations indépendantes dans les différents rameaux (phylétiques). »

H. Bürgl décrit ensuite (p. 14, 15) « une variabilité extrême » du groupe de *Pulchellia radians* BÜRGL, 1956 dont les représentants, au cours de la croissance, acquièrent rapidement l'ornementation de *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1838) ou de *Pulchellia riedeli* BÜRGL, 1956 ou qui, possédant dans les tours jeunes l'ornementation de *Pulchellia riedeli* BÜRGL, 1956, acquièrent d'un coup l'ornementation de *Pulchellia radians* BÜRGL, 1956. H. Bürgl explique (p. 15) que « l'ornementation extrêmement fine de cette espèce » (*P. radians* BÜRGL, 1956) « a son origine dans la désagrégation des côtes plus grosses du type de celles de *Pulchellia galeata* et que 5 à 10 côtes de *Pulchellia radians* sont homologues à une côte de *Pulchellia galeata* ». Malgré l'existence sur plusieurs spécimens de deux types distincts de costulation, parfois inversés dans leur succession, H. Bürgl affirme que « les espèces à costulation fine dérivent d'espèces variées à costulation moyenne ou normale, et qu'elles n'ont pas une même origine et ne sont pas étroitement reliées entre elles ». Ces observations et ces hypothèses, qui se recoupent ou bien se contredisent partiellement, traduisent la grande difficulté d'alors de s'écarter de la conception dite typologique de l'espèce et d'aborder les spécimens étudiés comme des individus ne représentant qu'une partie, souvent minime, d'une espèce morphovariante voire polytypique.

H. Bürgl résume ainsi ses observations (traduction) : « 1. La ligne de suture, dans son schéma fondamental, est une bonne caractéristique de la famille, mais à cause de sa très grande variabilité individuelle elle ne constitue pas un critère d'identification des espèces ou des groupes d'espèces.

2. La rusticité de la coquille et la costulation vigoureuse, sont probablement liées à un système de vie en eau agitée et ne sont pas un indice d'étroite parenté.

3. Les formes à costulation fine ont des origines diverses par désagrégation (scission) des côtes "normales" des différentes espèces desquelles elles dérivent.

4. Les espèces à tubercules latéro-externes ne constituent pas une entité systématique mais appartiennent à des rameaux (phylétiques) distincts.

5. La forme de la région ventrale et la forme de l'ombilic sont les critères fondamentaux pour la classification de cette famille. Selon la convexité ou la concavité ventrale et selon la taille de l'ombilic, résultent des grands groupes que nous nommons genres ; selon les caractéristiques plus détaillées de la région ventrale, apparaissent des groupes d'espèces plus petits que nous nommons sous-genres. »

La distribution verticale des PULCHELLIIDAE de Colombie permet de diviser stratigraphiquement le Barrémien en trois grandes parties [Bürgl, 1956, p. 21, 22] dont les deux les plus inférieures sont divisées chacune en deux sous-zones :

– Barrémien supérieur à *Heteroceras* et *Santanderi-ceras*, mais sans (ou presque sans ?) PULCHELLIIDAE.

– Zone avec *Pulchellia*.

• Barrémien moyen haut ou sous-zone 4, avec *Pulchellia* et *Heinzia*.

• Barrémien moyen bas ou sous-zone 3, avec *Pulchellia* sans *Heinzia*.

– Zone avec *Nicklesia*.

• Barrémien inférieur haut ou sous-zone 2, avec *Nicklesia*, *Nicklesiella* et *Semipulchellia*.

• Barrémien inférieur bas ou sous-zone 1, avec *Nicklesia*, sans *Nicklesiella* et *Semipulchellia*.

Ces données stratigraphiques sont suffisantes pour que H. Bürgl puisse établir la succession stratigraphique *Nicklesia* HYATT, 1903 → *Pulchellia* UHLIG, 1882 → *Heinzia* SAYN, 1890.

Les hypothèses de filiations proposées sont (nomination originale du texte, p. 26, 27) :

– *Nicklesia nolani* → *Psilotissotia malladae* ;

– *Nicklesia colombiana* → *Psilotissotia maxima* ;

– *Nicklesia lenticulata* → *Nicklesiella leivaensis* → *Pulchellia galeata* ;

– *Nicklesiella leivaensis* → *Nicklesiella pseudokarsteni* ;

– *Nicklesia nodosa* → *Semipulchellia communis* → *Semipulchellia robusta* ;

– *Semipulchellia robusta* → *Caicedia* ou *Nicklesia nodosa* → *Caicedia* ;

– *Semipulchellia communis* → *Semipulchellia elegans* ;

– *Nicklesia didayana* → *Hettneria* gr. *hettneri* ;

– *Hettneria* gr. *hettneri* → *Heinzia veleziensis* ou *Pulchellia compressissima* → *Heinzia veleziensis* ;

– *Heinzia galeatoides* → *Carstenia lindigii* ;

– *Pulchellia fasciata* → *Pulchellia bogotensis* (p. 70).

Ce travail, très important pour la compréhension de l'évolution et de la classification des PULCHELLIIDAE de Colombie, n'est hélas étayé que par des prélèvements stratigraphiques insuffisamment précis, réalisés semble-t-il séquence par séquence.

1957. La nouvelle espèce *Nicklesia papieri* BUSNARDO, 1957 est créée pour deux spécimens récoltés à Medjez Sfa, Algérie. Les spécimens types représentent un stade

juvénile d'espèces affines à *Discoideilia favrei* (OOSTER, 1860) et à *Discoideilia gabyi* sp. nov.

1957. Dans un travail sur la biostratigraphie de la Sabana de Bogota et ses environs, H. Bürgl figure des spécimens classés dans *Nicklesia karsteni* (UHLIG), *Pulchellia* (*Pulchellia*) *galeata galeata* (BUCH), *Pulchellia* (*Pulchellia*) *riedeli* BÜRGL et *Heinzia* (*Gerhardtia*) *galeatoides* (KARSTEN).

Pendant cette période aucun genre nouveau de la famille des PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.* n'a été créé ; par contre, quatre sous-genres, vingt-cinq espèces, six sous-espèces et deux variétés ont été créés.

4.– 1961-2000, PÉRIODE EUROPÉENNE

Les études sur les PULCHELLIIDAE sont essentiellement faites sur des spécimens européens.

1962. V. T. Akopian crée *Pulchellia armenica* = *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962) dont le type a été récolté en Arménie.

1967. L. Baccelle et A. L. Garavello décrivent des spécimens récoltés aux environs de La Stua, Dolomites, Italie ; elles figurent sous le nom de *Anahoplites planus* MAN. var. *discoidea* SPATH un spécimen de *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) et, sous le nom de Engonoceratidae indéterminés, deux spécimens appartenant au genre *Kotetishvilia* VERMEULEN, 1997.

1967. L. Baccelle et A. L. Garavello décrivent et figurent deux spécimens de La Stua attribués à *Pulchellia provincialis* D'ORB.

1968. R.A. Aliev crée *Subpulchellia parva* = *Kotetishvilia* sp. ind. pour un spécimen récolté en Azerbaïdjan.

1968. F. Etayo Serna décrit quelques ammonites de la région de Villa de Leiva, Boyaca, Colombie ; le genre *Buergliceras* ETAYO SERNA, 1968 est créé et la nouvelle espèce *Buergliceras buerglii* ETAYO SERNA, 1968 en est le générotype.

1969. I. Z. Nagy décrit quelques spécimens de la famille des PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.*, provenant du Mont Gerecse, Hongrie ;

1970. E. V. Kotetishvili décrit et figure des spécimens classés dans *Pulchellia galeata* BUCH, *Heinzia matura* HYATT, *Heinzia ouachensis* COQUAND, *Heinzia provincialis* D'ORBIGNY et *Heinzia* (*Karstenia*) cf. *lindigi* KARSTEN ; un spécimen classé dans le genre *Pulchellia* n'est pas déterminé spécifiquement.

1972. Dans une première note sur la *Psilotissotia malladae* (NICKLÈS) = *Arnaudiella malladae* (NICKLÈS, 1894), nous affirmons les liens phylétiques : groupe de *Psilotissotia mariolae* (NICKLÈS) → *Psilotissotia malladae* (NICKLÈS) → *Nicklesia*.

1974. Nous apportons de nouvelles données sur le genre *Coronites* HYATT, 1903. Nous établissons la parenté entre le groupe de *P. didayi* (D'ORB.) = *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841) et celui de *C. coronatoides* (SAYN) ; cette évolution est caractérisée par les processus évolutifs suivants :

- l'ouverture de l'ombilic ;
- la sélection des formes à côtes fines ;
- l'individualisation d'un sillon étroit et profond à partir d'une région ventrale excavée et une inflexion très forte des côtes sur la région ventrale, en relation avec la formation du sillon.

1974. V. T. Akopian refigure l'holotype de *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962) et figure trois autres spécimens attribués à *Pulchellia changarnieri* SAYN, *Pulchellia sauvageaui* (HERMITE) et *Pulchellia nicklesi* HYATT.

1976. E. Avram étudie des fossiles des hautes vallées de la Doftana et du Tirlung dans les Carpathes orientales, en Roumanie ; il décrit et figure dix spécimens de PULCHELLIIDAE dont quatre sont indéterminés spécifiquement et les six autres classés dans les espèces *Nicklesia* aff. *pulchella* (D'ORBIGNY), *Pulchellia schlumbergeri* (NICKLÈS), *Pulchellia* aff. *changarnieri* SAYN, *Pulchellia sauvageaui* (HERMITE), *Pulchellia multicostata* RIEDEL et *Psilotissotia malladae* (NICKLÈS). Parmi les spécimens indéterminés, celui de la figure 11 pourrait appartenir à *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841) et ceux des figures 12 et 13 appartiennent très probablement à *Kotetishvilia sauvageaui* (HERMITE, 1879).

1980. E. V. Kotetishvili étudie les PULCHELLIIDAE de Colombie, décrit et figure de nombreux spécimens attribués à *Pulchellia galeata* BUCH, *Pulchellia multicostata* RIEDEL, *Pulchellia* aff. *compressissima* D'ORBIGNY, *Pulchellia* cf. *riedeli* BÜRGEL, *Pulchellia* aff. *fasciata* GERHARDT, *Pulchellia* sp. ind., *Heinzia* (*Heinzia*) *provincialis* D'ORBIGNY, *Heinzia* (*Heinzia*) *matura* HYATT, *Heinzia* (*Heinzia*) *ouachensis* COQUAND, *Heinzia* (*Heinzia*) cf. *lorioli* NICKLÈS, *Heinzia* (*Heinzia*) aff. *veleziensis* HYATT, *Heinzia* (*Heinzia*) *tenuicostata* KOTETISHVILI sp. nov., *Heinzia* (*Carstenia*) *lindigi* (KARSTEN), *Heinzia* (*Carstenia*) *densecostata* KOTETISHVILI sp. nov., *Subpulchellia plana* KOTETISHVILI sp. nov., *Subpulchellia brevicostata* KOTETISHVILI sp. nov., *Subpulchellia sauvageaui* HERMITE, *Subpulchellia armenica* AKOPIAN, *Subpulchellia parva* ALIEV, *Subpulchellia changarnieri* SAYN, *Subpulchellia nicklesi* HYATT et « *Nicklesia* » *pulchella* D'ORBIGNY. La plupart des très nombreux spécimens figurés dans les planches I à VII appartiennent à *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) et illustrent très bien la variabilité intraspécifique de cette espèce.

1980. S. Breskovski crée le genre *Thieuloyceras* gen. nov. et *Thieuloyceras densecostatus* sp. n., récolté au sud du village de Veselinovo, Bulgarie, en est le générotpe. L'auteur propose en outre la relation

phylétique *Subsaynella* SPATH → *Thieuloyceras* gen. n. → *Torcapella* BUSNARDO.

1980. Dans un mémoire non publié, mais très largement diffusé et très souvent cité par les auteurs, nous avons étudié la famille des PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.* et révisé en particulier trois espèces-types du Barrémien du Sud-Est de la France.

Deux genres constituent la famille :

- le genre *Psilotissotia* HYATT, 1900 (et non 1903 comme nous l'avons écrit) divisé en trois sous-genres, *Psilotissotia* s. str., *Buergliceras* et *Subpulchellia* ;
- le genre *Pulchellia* UHLIG, 1882, divisé en quatre sous-genres, *Nicklesia* HYATT, 1903, *Pulchellia* s. str. UHLIG, 1882, *Coronites* HYATT, 1903 et *Heinzia* SAYN, 1890.

Au sujet de la morphologie des PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.* nous avons distingué deux sortes de caractères phénotypiques :

- les caractères phénotypiques éco-adaptatifs, tels le nombre de côtes par tour ou demi-tour de spire, l'épaisseur de la spire, la robustesse, qui traduisent une réponse, souvent provisoire, aux sollicitations du milieu environnant ;
- les caractères phénotypiques dynamiques qui réagissent également aux sollicitations du milieu environnant mais qui réalisent aussi une variation phénotypique caractérisant une évolution temporelle qui est indépendante des conditions écologiques ; les structures périphériques [Vermeulen 1980 a] en sont le principal exemple ; leurs variations dans le temps, associées aux variations morphologiques du ventre et à l'ouverture de l'ombilic, réalisent les principales étapes évolutives des PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ *emend.* auxquelles appartiennent les trois espèces révisées alors.

L'origine de la famille est envisagée, soit par une filiation *Subsaynella sayni* (PAQUIER) → *Psilotissotia* (*Buergliceras*) aff. *favrei* (OOSTER), soit par une filiation *Saynella clypeiformis* (D'ORBIGNY) → *Psilotissotia* (*Buergliceras*) *favrei* (OOSTER).

Les liens phylétiques affirmés peuvent être illustrés par le tableau 5 (non réalisé à l'époque).

Cette étude paléontologique confirme la non validité du nombre de côtes par tour de spire, utilisé antérieurement comme critère essentiel dans les déterminations spécifiques des PULCHELLIIDAE costulées ; elle met également l'accent sur l'importance des holotypes et des populations topotypiques qui constituent « le matériel référentiel structural et nomenclatural conforme à l'acception originale des auteurs » [Vermeulen 1980 a, p. 34].

Quinze spécimens sont figurés ; ils appartiennent aux espèces (nominations actuelles) *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841), *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880), *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), *Arnaudiella bertrandi* (NICKLÈS, 1894), *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860), *Coronites coronatoides* (SAYN, 1890), *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841), *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850)

ZONES	EVOLUTION PHYLETIQUE
<i>Gerhardtia sartousiana</i>	<i>P. (Heinzia) provincialis</i>
<i>Heinzia sayni</i>	<i>Ps. (Subpulchellia) brevicostata</i> <i>Coronites coronatoides</i> <i>P. (Heinzia) heinzi</i> (1)
<i>Holcodiscus uhligi</i>	
<i>Coronites darsi</i>	<i>Ps. (Subpulchellia) changarnieri</i> <i>Coronites n. sp. (2)</i> <i>P. (Heinzia) caicedi</i>
<i>Kotetishvilia compressissima</i>	<i>Ps. (Subpulchellia) compressissima</i> <i>P. (Nicklesia) didayi</i>
<i>Nicklesia pulchella</i>	<i>P. (Nicklesia) pulchella</i>
<i>Kotetishvilia nicklesi</i>	<i>Ps. (Subpulchellia) nicklesi</i>
<i>Avramidiscus kiliani</i>	<i>Ps. (Psilotissotia) malladae</i> <i>Ps. (Psilotissotia) chalmasi</i>
<i>Pseudothurmannia mortilleti</i>	<i>Ps. (Buergliceras) favrei</i>
<i>Spathicrioc. angulicostatum</i>	
<i>Balearites balearis</i>	?
<i>Plesiospitidiscus ligatus</i>	?
<i>Subsaynella sayni</i>	<i>Subsaynella sayni</i>
<i>Lyticoceras nodosoplicatum</i>	<i>Saynella clypeiformis</i>

TABLEAU 5.— Synthèse des données sur l'évolution phylétique des PULCHELLIDAE in Vermeulen [1980 a]. Ces données sont positionnées par rapport à la biozonation actuelle.

(1) : *P. (Heinzia) heinzi* = *Heinzia gr. sayni* HYATT, 1903 ; (2) *Coronites n. sp.* = *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995.

et *Heinzia* sp. gr. *sayni* HYATT, 1903. Les figurations originales de *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841), *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903), *Arnaudiella schlumbergeri* (NICKLÈS, 1894), *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841), *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1858), *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) et *Gerhardtia lindigii* (KARSTEN, 1856) sont reproduites.

Sur le plan stratigraphique, l'étude banc par banc de cinq coupes du Sud-Est de la France permet de diviser le Barrémien en six zones à Pulchella, Didayi, Saunieri, Heinzi (= Sayni), Provincialis et une zone terminale sans PULCHELLIDAE [Vermeulen 1980 a, p. 78, tableau 6] et d'établir des corrélations avec la zonation du Barrémien de Colombie, basée également sur les PULCHELLIDAE [Vermeulen 1980 a, p. 79, tableau 7].

1982. J. C. Braga, M. Company, A. Linares, P. Rivas et J. Sandoval figurent un spécimen de *Subsaynella sayni* (PAQUIER, 1900) et un spécimen déterminé *Psilotissotia favrei* (OOSTER), affine à *Discoidellia cocentainensis* sp. nov.

1987. G. Autran et G. Delanoy figurent un spécimen déterminé *Pulchellia (Heinzia) ouachensis* (COQUAND) ; la vue ventrale non figurée ne permet pas de confirmer cette détermination.

1989. E. V. Kotetishvili met en évidence l'adaptation aux eaux profondes des espèces du genre *Subpulchellia* HYATT, 1903 et celle des espèces des genres *Pulchellia* UHLIG, 1882 et *Heinzia* SAYN, 1890 aux eaux peu profondes. L'auteur figure, pour illustrer ses propos, trois spécimens du genre *Subpulchellia* HYATT, 1903 et neuf spécimens appartenant probablement tous à *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) et déterminés sous des noms divers.

1992. J. P. Thieuloy et L. Bulot étudient le genre *Subsainella* SPATH, 1923 ; ils précisent les caractéristiques du génératype, *Subsainella sayni* (PAQUIER, 1900) et créent deux nouvelles espèces, *Subsainella mimica* n. sp. et *Subsainella begudensis* n. sp. Le genre *Subsainella* SPATH, 1923 est classé dans les TORCAPELLINAE BRESKOVSKI, 1977 mais, paradoxalement, ces auteurs proposent quelques lignes après (p. 91) de classer ce genre dans les ENDEMOCERATINAE.

1992. G. Delanoy décrit et figure des PULCHELLIIDAE récoltés près de Saint-Laurent de l'Escarène et qu'il attribue aux espèces *Heinzia lindigii* (KARSTEN, 1856), *Heinzia ouachensis* (COQUAND, 1880), *Heinzia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), *Heinzia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841), *Heinzia* aff. *veleziensis* HYATT, 1903 et à *Subpulchellia sauvageaui* (HERMITE, 1879).

L'auteur affirme que l'espèce *Heinzia ouachensis* (COQUAND, 1880) a un ombilic fermé [Delanoy, 1992, p. 37] ; c'est une affirmation erronée. Le regroupement des spécimens de *Subpulchellia plana* KOTETISHVILI, 1980, *Subpulchellia brevicostata* KOTETISHVILI, 1980 et de *Subpulchellia sauvageaui* (HERMITE, 1879) en une seule espèce [Delanoy, 1992, p. 41], évoqué par cet auteur, n'est pas acceptable.

1995. *Coronites* (*Coronites*) *darsi* VERMEULEN 1995 est créée. Cette nouvelle espèce nommée antérieurement *Coronites* n. sp. [Vermeulen 1980 a, p. 78, tab. 6] permet de confirmer la parenté envisagée antérieurement [Vermeulen 1974 a] entre les genres *Nicklesia* HYATT, 1903 et *Coronites* HYATT, 1903. *Curiolites* subgen. nov. est créé et *Coronites* (*Curiolites*) *heinzi* (SAYN, 1890) en est le génératype.

1995. M. Company, J. Sandoval et J. M. Tavera publient une biostratigraphie ammonitique du Barrémien inférieur du Domaine Subbétique, Sud-Est de l'Espagne. Les auteurs figurent six spécimens attribués à *Psilotissotia favrei* (OOSTER), *Subpulchellia nicklesi* (HYATT), *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY), *Subpulchellia compressissima* (D'ORBIGNY), *Subpulchellia brevicostata* KOTETISHVILI = *Kotetishvilia armenica* AKOPIAN, 1962 ou *Kotetishvilia sauvageaui* (HERMITE, 1879) et *Heinzia provincialis* (D'ORBIGNY) = *Heinzia sayni* HYATT, 1903. L'absence de vue ventrale des spécimens (fig. 7, d, f, g ; fig. 8, a) ne permet pas de vérifier les déterminations correspondantes.

1995. Nous divisons la famille des PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.* en trois sous-familles correspondant à trois axes évolutifs majeurs :

– les BUERGLICERATINAE VERMEULEN, 1995 comprenant le genre *Buergliceras* ETAYO SERNA, 1968 et le nouveau genre *Discoidellia* VERMEULEN, 1995 ;

– les PSILOTISSOTIINAE VERMEULEN, 1995, issus des BUERGLICERATINAE VERMEULEN, 1995 comprenant les genres *Psilotissotia* HYATT, 1900 et *Subpulchellia* HYATT, 1903.

– les PULCHELLIINAE DOUVILLÉ, 1911 *emend.* comprenant les genres *Nicklesia* HYATT, 1903, *Pulchellia*

UHLIG, 1882, *Coronites* HYATT, 1903 et *Heinzia* SAYN, 1890.

Deux nouvelles espèces sont créées, *Discoidellia couratieri* VERMEULEN, 1995 et *Psilotissotia anglesense* VERMEULEN, 1995 ; l'espèce-index *Heinzia* (*Gerhardtia*) *sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) est révisée et un néotype est désigné, l'holotype étant perdu.

1995. Dans un mémoire consacré à la biostratigraphie ammonitique du Crétacé inférieur de la Téthys occidentale [Bulot *et al.*, *Géologie Alpine*, Mém. H.S. n° 20, 1995] :

– E. Avram figure six spécimens de Roumanie qu'il attribue à *Psilotissotia favrei* (OOSTER), *Subpulchellia nicklesi* (HYATT), *Subpulchellia sauvageaui* (HERMITE), *Heinzia* (*Heinzia*) *matura* HYATT et à *Heinzia* (*Gerhardtia*) *galeatoides* (KARSTEN) ;

– Z. Vasicek figure un spécimen de *Subsainella sayni* (PAQUIER, 1900) des Carpathes occidentales ;

– F. Cecca et G. Pallini figurent six spécimens d'Ombrie-Marche, Apennins, Italie, qu'ils déterminent comme *Coronites* aff. *coronatoides* (SAYN), *Coronites* cf. *coronatoides* (SAYN), *Coronites* aff. *hoplitiformis* (SAYN), *Heinzia* aff. *lindigii* (KARSTEN in Uhlig), *Psilotissotia* (*Buergliceras*) *favrei* (OOSTER) et *Heinzia sartousi* (D'ORBIGNY) ;

– P. J. Hoedemaeker figure quatre spécimens récoltés au Rio Argos, Espagne, deux de l'Hauterivien supérieur, Zone à *Pseudothurmannia catulloi*, et deux du Barrémien inférieur, Zone à *Taveradiscus hugii* ; les spécimens hauteriviens sont attribués à *Psilotissotia masylea* (COQUAND) et les spécimens barrémiens sont attribués à *Psilotissotia favrei* (OOSTER) ;

– G. Delanoy figure un spécimen attribué à *Psilotissotia sauvageaui* (HERMITE, 1879) = *Kotetishvilia brevicostata* (KOTETISHVILI, 1980).

1995. F. Cecca décrit une nouvelle espèce, *Pulchellia* (*Heinzia*) *pallinii* CECCA, 1995, dont l'holotype a été récolté dans le banc n° 76 de la coupe de Stirpeto, Apennins, Italie et figure aussi cinq spécimens attribués à *Pulchellia* (*Heinzia*) *provincialis* (D'ORBIGNY). Au vu des figures, et des empreintes qu'a bien voulu nous envoyer F. Cecca, ces spécimens sont le plus souvent fragmentés et très écrasés. Hormis le spécimen de la figure 2c, ils sont probablement conspécifiques et appartiennent au groupe de *Heinzia sayni* HYATT, 1903. Dans le même ouvrage, F. Cecca, P. Faraoni, A. Marini et G. Pallini figurent 12 spécimens, le plus souvent assez mal conservés et dont la plupart ont déjà été figurés antérieurement ; ces spécimens sont attribués à *Pulchellia* (*Nicklesia*) *pulchella* (D'ORBIGNY) *sensu* KILIAN, 1888, ou *Subpulchellia compressissima* (D'ORBIGNY), *Pulchellia* aff. *orbignyi* BÜRL = *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890), *Subpulchellia brevicostata* KOTETISHVILI = *Gerhardtia* sp., *Pulchellia* (*Heinzia*) cf. *pallinii* CECCA, *Coronites* aff. *hoplitiformis* (SAYN), *Coronites* cf. *coronatoides* (SAYN) = nomination erronée, *Coronites* aff. *coronatoides* (SAYN) = *Heinzia*

gr. *sayni* HYATT, 1903, *Pulchellia* (*Heinzia*) aff. *lindigii* (KARSTEN) in Uhlig, 1887 = ? *Heinzia* aff. *caicedi* (KARSTEN, 1856), *Pulchellia* (*Heinzia*) *sartousi* (D'ORBIGNY), *Pulchellia* (*Heinzia*) cf. *sartousi* (D'ORBIGNY), *Pulchellia* (*Heinzia*) cf. *ouachensis* (SAYN) et *Subpulchellia* cf. *changarnieri* (SAYN).

1996. Nous proposons une nouvelle biozonation du Barrémien basée sur la famille des PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.* Un Horizon basal à *Spitidiscus hugii* (HOLCODISCIDAE) est maintenu ; *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880), *Psilotissotia colombiana* (D'ORBIGNY, 1842), *Subpulchellia nicklesi* (HYATT, 1903) = *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903), *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), *Subpulchellia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841) = *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841), *Coronites* (*Coronites*) *darsi* VERMEULEN, 1995 et *Heinzia* (*Gerhardtia*) *sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) sont des espèces-index zonales. La Zone à *Coronites darsi* est divisée en deux parties dont la supérieure est caractérisée par *Heinzia* (*Heinzia*) *sayni* HYATT, 1903 ; la Zone à *Gerhardtia sartousiana* est divisée en deux sous-zones, une Sous-Zone inférieure à *Gerhardtia sartousiana* et une Sous-Zone supérieure à *Gerhardtia provincialis*. Un tableau indique la répartition géographique des espèces-index appartenant à la famille des PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.*, dont 13 spécimens sont figurés. Une erreur d'impression attribue trois spécimens [Vermeulen 1996 a, Pl. 2, fig. 9 à 14] à *Heinzia* (*Gerhardtia*) *sartousiana* (D'ORBIGNY) alors qu'en fait ils appartiennent à *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850).

1996. Dans une note, à la typographie médiocre, nous étudions la variabilité morphologique de *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841) ; l'holotype étant perdu, nous proposons un néotype et une population type est désignée. Trois types morphologiques sont distingués :

- Un morphotype gracile à nombre de côtes élevé et à section transversale des tours étroite ;
- Un morphotype médian représenté par des spécimens dont les caractères morphologiques sont intermédiaires entre ceux des morphotypes gracile et robuste ;
- Un morphotype robuste, à côtes vigoureuses et peu nombreuses, tuberculées ou subtuberculées vers la mi-flanc et à section transversale des tours épaisse.

La non validité du nombre de côtes par tour ou demi-tour de spire, comme critère spécifique, est confirmée.

Le statut spécifique de *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841) est établi par l'aplatissement net du ventre, aboutissant rapidement au cours du temps à une concavité de ce ventre existant chez tous les spécimens et par une nette raréfaction des individus intermédiaires entre *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841) et l'espèce étudiée.

1996. Nous étudions le Barrémien de Saint-Martin près Escragnolles, Alpes-maritimes ; nous affirmons la parenté PULCHELLIIDAE – *Subsaynella* déjà envisagée antérieurement. *Pulchellia caicedi* (KARSTEN, 1856) est

décrite et deux spécimens sont figurés. La filiation *Pulchellia communis* (BÜRGEL) → *Pulchellia caicedi* (KARSTEN) → *Heinzia sayni* HYATT est établie.

1997. Nous étudions les PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1911 *emend.* et nous désignons *Arnaudiella* nov. gen. comme étant à l'origine de cette sous-famille ; nous classons six genres dans cette sous-famille, *Nicklesia* HYATT, 1903, *Pulchellia* UHLIG, 1882, *Gerhardtia* HYATT, 1903, *Coronites* HYATT, 1903, *Curiolites* VERMEULEN, 1995 *nom. transl.* et *Heinzia* SAYN, 1890 *nom. transl.* HYATT, 1903. Une nouvelle espèce, *Curiolites garroni* VERMEULEN, 1997 est créée.

Les récoltes stratigraphiques précises permettent, au sein des différentes zones utilisées, de situer des biohorizons repères :

- un Biohorizon à *Nicklesia* cf. *nodosa* à la base de la Zone à *Kotetishvilia nicklesi* ;
- un Biohorizon à *Nicklesia pulchella* dans la Zone à *Nicklesia pulchella* ;
- un Biohorizon à *Nicklesia didayana* et un Biohorizon à *Pulchellia communis* dans la Zone à *Kotetishvilia compressissima* ;
- les Biohorizons à *Coronites darsi*, à *Curiolites heinzi* et à *Pulchellia caicedi* dans la Zone à *Coronites darsi* ;
- les Biohorizons à *Gerhardtia sartousiana*, à *Gerhardtia sartousiana* et *Gerhardtia provincialis* primitives, et un Biohorizon à *Gerhardtia provincialis*.

La partie supérieure de l'ancienne Zone à *Coronites darsi*, caractérisée par *Heinzia sayni* HYATT, 1903, est élevée au rang de zone.

Un schéma phylétique de l'évolution des PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1911 *emend.* est proposé [Vermeulen, 1997a, p. 106, fig. 1] ; il montre les filiations suivantes :

- l'axe évolutif majeur caractérisé par les filiations *Nicklesia* cf. *nodosa* → *Nicklesia pulchella* → *Nicklesia didayana* → *Pulchellia communis* → *Pulchellia caicedi* → *Gerhardtia sartousiana* → *Gerhardtia provincialis* ;
- *Nicklesia didayana* → *Coronites darsi* → *Coronites coronatoides* ;
- *Coronites darsi* → *Curiolites heinzi* ;
- *Pulchellia caicedi* → *Heinzia sayni*.

Vingt-deux spécimens sont figurés pour faciliter la compréhension de nos propos.

1997. Nous créons le genre *Kotetishvilia* VERMEULEN, 1997, classé dans la sous-famille des PSILOTISSOTIIDAE VERMEULEN, 1995. Ce nouveau genre comprend les espèces *K. nicklesi* (HYATT, 1903), *K. compressissima* (D'ORBIGNY, 1841), *K. changarnieri* (SAYN, 1890), *K. dutrugei* (COQUAND, 1879), *K. fischeuri* (JOLEAUD, 1911), *K. sauvageai* (HERMITE, 1879) et *K. brevicostata* (KOTETISHVILI, 1980). *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890) est désignée comme générotipe. Ces espèces sont décrites sommairement et leur évolution est précisée.

1998. Nous proposons [Vermeulen 1998 d] l'extension des Zones à *Avramidiscus hugii*, à *Kotetishvilia nicklesi*, à *Kotetishvilia compressissima* et à *Coronites darsi* dans tout le domaine méditerranéen occidental ; nous

proposons également une extension des Zones à *Psilotissotia mazuca*, à *Nicklesia pulchella*, à *Heinzia sayni* et à *Gerhardtia sartousiana* dans tout le domaine méditerranéen occidental et dans le domaine andin. Une extension plus à l'est est envisagée pour les Zones à *Avramidiscus hugii*, à *Kotetishvilia nicklesi*, à *Nicklesia pulchella*, à *Kotetishvilia compressissima* et à *Gerhardtia sartousiana*.

1998. Une étude sur quelques espèces nouvelles ou mal connues nous permet de préciser les caractéristiques morphologiques, les liens phylétiques et l'extension stratigraphique de *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880), *Psilotissotia colombiana* (D'ORBIGNY, 1842), *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894), *Arnaudiella schlumbergeri* (NICKLÈS, 1894) et de *Curliolia garroni* VERMEULEN 1996. Trois espèces sont créées, *Thieuloyceras autrani* VERMEULEN 1998, *Subpulchellia argoti* VERMEULEN 1998 et *Arnaudiella wiedmanni* VERMEULEN 1998.

1998. De la Zone basale à *Taveraidiscus hugii* à la Zone à *Gerhardtia sartousiana*, nous situons vingt-et-un biohorizons repères caractérisés par les espèces (nominations actuelles) « *Taveraidiscus* » *hugii* (OOSTER, 1860) *sensu auct.*, *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880), *Psilotissotia colombiana* (D'ORBIGNY, 1842), *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903), *Almohadites camelinus* (D'ORBIGNY, 1850), *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), *Metahoplites fallax* (COQUAND in MATHERON, 1879) et *Metahoplites nodosus* (KARAKASCH, 1907), *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841), *Holcodiscus caillaudianus* (D'ORBIGNY, 1850) et *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841), *Pulchellia communis* (BÜRGL, 1956), *Subtorcapella deecke* (KILIAN, 1915), *Coronites darsi* VERMEULEN 1995, *Curliolia heinzi* (SAYN, 1890), *Pulchellia caicedi* (KARSTEN, 1856), *Macroscaphites tirolensis* (UHLIG, 1887), *Holcodiscus uhligi* (KARAKASCH, 1907), *Heinzia sayni* HYATT, 1903, *Ezeiceras rusticus* (VERMEULEN 1996), *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) et *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850). Ces horizons repères sont positionnés dans la coupe stratotypique d'Angles, Alpes de Haute-Provence ou/et dans la coupe du Clos de Barral près La Bastide, Var ainsi que dans quelques autres coupes de l'arc de Castellane, Sud-Est de la France.

1998. Dans une note sur l'ammonitofaune du Barrémien de La Saurée près Tournette-Levens, Alpes-Maritimes, en collaboration avec D. Bert, nous figurons trois spécimens appartenant aux espèces *Heinzia sayni* HYATT, 1903, *Pulchellia caicedi* (KARSTEN, 1856) = *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856) et *Pulchellia communis* (BÜRGL, 1956).

1998. F. Cecca, P. Faraoni et A. Marini décrivent l'ammonitofaune d'un niveau repère Hauterivien terminal (niveau Faraoni) des Apennins. Les négations non fondées de nos résultats antérieurs ne seront pas discutées dans cet historique. Ce niveau a livré une

faune particulière de PULCHELLIIDAE, dont trois espèces nouvelles, *Discoideilia pseudobertrandi* CECCA *et al.*, 1998, *Discoideilia vermeuleni* CECCA *et al.*, 1998 et *Psilotissotia* (*Psilotissotia*) *apenninica* CECCA *et al.*, 1998 = *Buergliceras apenninica* (CECCA, FARAONI & MARINI, 1998). Les spécimens rapportés à *Psilotissotia* (*Buergliceras*) *favrei* (OOSTER) n'appartiennent pas à cette espèce, mais sont probablement des représentants du genre *Buergliceras* (ETAYO SERNA, 1968).

1998. H. Arnaud *et al.* figurent deux spécimens appartenant aux espèces *Discoideilia favrei* (OOSTER, 1860) et *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841). Un fragment de détermination incertaine appartient, soit à *Nicklesia* cf. *pulchella* (D'ORBIGNY, 1841) soit à *Kotetishvilia* cf. *compressissima* (D'ORBIGNY, 1841).

1999. Nous décrivons trois espèces nouvelles *Discoideilia pouponi* VERMEULEN, 1999, *Kotetishvilia ewaldi* VERMEULEN, 1999 = *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962) et *Memmiella crevolai* VERMEULEN, 1999. La découverte de *Discoideilia pouponi* VERMEULEN, 1999 permet d'établir le lien phylétique (p. 441) *Subsaynella* SPATH, 1923 → *Discoideilia* VERMEULEN, 1995. Cette parenté amène le classement du genre *Subsaynella* SPATH, 1923 dans la sous-famille des BUERGLICERATINAE VERMEULEN, 1995. Le lien phylétique *Saynella* KILIAN, 1910 → *Subsaynella* SPATH, 1923 est fortement envisageable (p. 467) et un lien direct entre les PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.* et les ENDEMOCERATIDAE SCHINDEWOLF, 1966 est donc hautement probable. Les PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.* sont donc exclues des DESMOCERATACEAE ZITTEL, 1895 et classées dans les ENDEMOCERATACEAE SCHINDEWOLF, 1966 *nom. transl.*, avec les ENDEMOCERATIDAE SCHINDEWOLF, 1966 et les NEOCOMITIDAE SALFELD, 1921.

Dans ce travail sont également révisées les espèces *Discoideilia mariolae* (NICKLÈS, 1890), *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841) et *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841).

1999. Dans une note, en collaboration avec A. Clément et G. Autran, nous déterminons un Horizon repère à *Subsaynella begudensis*, au sommet de la Zone à *Subsaynella sayni*.

1999. Dans un mémoire inédit à ce jour, P. Patarroyo Gama étudie les PULCHELLIIDAE de Colombie. Par la répartition des espèces étudiées, au-delà des compréhensions des différentes espèces, l'auteur met en évidence les condensations du Barrémien colombien [Patarroyo Gama, 1999, p. 17, 71, 74] ; ces niveaux condensés sont ensuite situés stratigraphiquement [Patarroyo Gama, 1999, p. 100 à 105]. Les bancs renfermant des espèces du genre *Pulchellia* UHLIG, 1882 semblent mieux se prêter aux études stratigraphiques, mais leur étude exhaustive n'est pas faite. Dans l'ensemble, les résultats stratigraphiques confirment ceux obtenus par F. Etayo Serna [1965, p. 26, tableau 1].

Sur le plan paléontologique, les quinze espèces étudiées sont trop peu nombreuses pour permettre une utilisation phylétique fiable des différents genres ; en particulier, les genres *Psilotissotia* HYATT, 1900, *Heinzia* SAYN, 1890 et *Gerhardtia* HYATT, 1903 ne sont pas appréhendés correctement par manque de données et le tableau phylétique de la famille [Patarroyo Gama, 1999, p. 37, fig. 12] est fortement lacuneux, donc en grande partie erroné. La délimitation de la variabilité des espèces est assez imprécise et entraîne des conceptions spécifiques partiellement ou totalement erronées, comme celles de *Psilotissotia colombiana* (D'ORBIGNY, 1842), de *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856), de *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856) synonyme majeur de *Gerhardtia veleziensis* HYATT, 1903, de *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850) synonyme majeur de *Carstenia lindigii* (KARSTEN, 1856), ainsi que probablement celles de *Arnaudiella bertrandi* (NICKLÈS, 1894) synonyme majeur de *Arnaudiella malladae* (NICKLÈS, 1894), de *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841) et de *Pulchellia galeata* (BUCH, 1838).

L'intérêt paléontologique majeur de ce travail est une bonne figuration des holotypes de *Buergliceras buerglii* ETAYO SERNA, 1968, Pl. 1, fig. 3, de *Nicklesia karsteni* (UHLIG, 1883), Pl. 2, fig. 13, de *Nicklesia nodosa* BÜRGL, 1956, Pl. 5, fig. 9, de *Heinzia communis* (BÜRGL, 1956), Pl. 6, fig. 1, de *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856), Pl. 11, fig. 2, de *Gerhardtia colleti* (BÜRGL, 1956), Pl. 12, fig. 5, et de *Carstenia lindigii* (KARSTEN, 1856), Pl. 14, fig. 5.

2000. Nous révisons l'espèce *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850) ; ses caractéristiques morphologiques sont précisées à partir de la description du lectotype (n° 5389-L, coll. d'Orbigny), du deuxième syntype (n° 5389-H) et du spécimen figuré par Uhlig [1883]. Ces deux derniers spécimens sont désignés comme hypotypes. Une population type est désignée : elle comprend le lectotype, les hypotypes et treize spécimens provenant de la localité hypotypique du Saut du Loup près Barrême, Alpes de Haute-Provence. Douze spécimens rapportés à cette espèce sont figurés.

Historique arrêté le 01.09.2000.

Chapitre 4

MORPHOLOGIE DES PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890, *emend.*

Toutes les espèces de la famille des PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.* ont un stade juvénile lisse et un ventre arrondi. Ce stade se développe jusqu'à des hauteurs de tour variables selon les espèces et son plus grand développement est atteint chez *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841). L'ornementation est simple mais elle montre cependant une très grande variabilité tant au rang sub-familial, que générique et spécifique. Au sein des espèces, parmi les très nombreux phénotypes morphologiques, ou morphotypes, nous mettrons particulièrement l'accent sur les morphotypes exprimant la robustesse des individus qui, par le passé, ont très souvent servi à distinguer des espèces typologiques. Lorsque cela sera possible, nous distinguerons donc au sein des différentes espèces, des morphotypes gracile, plat, médian et robuste [Vermeulen 1980 a ; 1996 b ; 1999 a ; 2000 a ; 2001 b ; ce travail, Pl. 2, fig. 1-12]. La ligne de suture des différentes espèces est assez simple ; elle est plus découpée chez les espèces des genres *Subsainella* et *Discoidellia*, les plus anciens de la famille, et, pour les espèces des autres genres, elle est simple dans son ensemble (Pl. 1, fig. 1-9). Elle présente cependant des variations en fonction de la robustesse des individus et les spécimens robustes ont généralement une ligne de suture moins découpée que les spécimens graciles. Sur un même spécimen, elle peut légèrement varier d'un flanc à l'autre. Nous n'avons pas étudié exhaustivement cette structure qui a servi par le passé à différencier de nombreuses espèces typologiques [Nicklès, 1890 ; 1894].

Après avoir défini les principales régions morphologiques de la coquille, nous décrirons les caractères structuraux et ornementaux typiques des genres de chaque sous-famille.

1.- LES RÉGIONS MORPHOLOGIQUES DE LA COQUILLE DES PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.*

Trois grandes régions sont constituées par le dos, les flancs et le ventre. L'ombilic n'est que la partie visible des tours précédents au « centre » du dernier tour de spire.

Le dos : il correspond, par rapport à l'axe d'enroulement, à la partie la plus interne de la coquille et s'allonge dans le sens longitudinal (sens spiral). Dans un

sens strict de définition, la largeur du dos doit correspondre à la largeur du lobe dorsal. Dans la pratique, le dos est le plus souvent défini par la partie correspondant au dos « sutural » à laquelle s'ajoute la partie la plus interne des flancs, ou partie involutive, qui recouvre tout ou partie des flancs du tour précédent et qui en épouse donc les formes ; cette définition ne s'applique bien sûr qu'aux coquilles dont les tours sont bien en contact, comme chez les PULCHELLIIDAE. Cette région du dos *sensu lato*, le plus souvent non visible sur les spécimens d'un tour de spire et plus, n'est jamais décrite.

Le ventre : c'est, par rapport à l'axe d'enroulement, la partie la plus externe de la coquille et la plus longue dans le sens longitudinal. Dans un sens strict de définition, la largeur du ventre doit correspondre à la largeur du lobe ventral. Dans la pratique, le ventre est une région distale par rapport à l'axe d'enroulement, délimitée latéralement soit par des ornements particuliers, tubercules, clavi, carènes, arêtes, coudes, soit par une variation plus ou moins brusque de la courbure de la coquille bien visible sur les sections transversales et dont l'expression extrême est représentée par les carènes péri-ventrales longitudinales (Pl. 12, fig. 4, 7, 9, 11 ; Pl. 22, fig. 4, 7, 9). En ce qui concerne les PULCHELLIIDAE, la position des arêtes et des carènes péri-ventrales correspond aux limites latérales du lobe ventral, ou n'en est jamais très éloignée. Chez les PULCHELLIIDAE, la section transversale du ventre peut-être convexe (Pl. 3, fig. 1, 3, 6 ; Pl. 4, fig. 9, 11 ; Pl. 14, fig. 8, 11, 16 ; Pl. 25 à 32), plate (Pl. 12, fig. 11 ; Pl. 13, fig. 11), concave (Pl. 17, fig. 2 ; Pl. 18, fig. 7, 9, 10, 12 ; Pl. 35, fig. 2, 4 ; Pl. 46, fig. 1, 3, 4), tectiforme (Pl. 5, fig. 1, 3 ; Pl. 8, fig. 4), ogivale (Pl. 6, fig. 4, 7 ; Pl. 7, fig. 1 ; Pl. 10, fig. 18) ou aiguë (Pl. 8, fig. 6, 8, 11) ; plusieurs de ces formes peuvent se réaliser successivement sur un même individu, pendant le développement ontogénique.

La région siphonale est définie par une surface longitudinale, située au milieu du ventre, au-dessus du siphon, dont la largeur est égale ou légèrement supérieure à celle du diamètre du sillon siphonal, ou bien par une surface longitudinale étroite, située au milieu du ventre, dont les caractères ornementaux sont différents de ceux des côtés du ventre. Le terme de ligne siphonale sera utilisé pour une surface longitudinale très étroite à linéaire, de largeur au plus égale à celle du diamètre du siphon.

Les flancs : du dos vers le ventre, nous distinguerons :

- une partie recouvrant partiellement les flancs des tours précédents ; cette partie, que nous nommons involutive [*dorsolateral area in* Arkell *et al.* [1957 ; 1968], le plus souvent non visible sur les spécimens d'un tour de spire et plus, et qui prend la forme des flancs du tour précédent, est intégrée au dos en pratique et n'est, comme nous l'avons déjà indiqué, jamais décrite. Lors de l'évolution d'espèces involutes vers des espèces à ombilic ouvert, l'ouverture de l'ombilic s'explique partiellement par une réduction de la hauteur de cette partie involutive des flancs ;
- une paroi péri-ombilicale [*umbilical area in* Arkell *et al.* [1957 ; 1968], plus ou moins inclinée, souvent abrupte, limitée à sa base par la suture ombilicale et à son sommet par un coude plus ou moins anguleux ou par des renflements des côtes. L'absence de ces caractères rend parfois délicate une délimitation nette de la partie supérieure de la paroi péri-ombilicale ;
- les flancs au sens strict, qui sont définis, sur chaque côté de la coquille, par la surface de la coquille comprise entre la limite supérieure de la paroi péri-ombilicale et la limite latérale du ventre ; cette partie sera nommée flancs dans la description des spécimens et sera subdivisée, selon les dispositions de l'ornementation, en moitiés, tiers ou quarts des flancs. La partie la plus distale des flancs par rapport à l'axe d'enroulement des coquilles, et jouxtant le ventre, sera nommée région latéro-ventrale ou région latéro-externe.

L'ombilic : la suture ombilicale [*umbilical seam* ou *umbilical suture in* Arkell *et al.* [1957 ; 1968] est la ligne de contact entre la base de la paroi péri-ombilicale et les tours précédents ; elle correspond à la limite supérieure de la partie involutive des flancs. L'ombilic est la partie en creux située à l'intérieur du périmètre défini par la suture ombilicale du dernier tour.

2.- DÉVELOPPEMENT ONTOGÉNIQUE DE LA COQUILLE DES PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.*

Nous n'avons pas observé la protoconche et le stade ammonitelle. Hormis ces deux stades, nous distinguons quatre autres stades ontogénique :

- un stade cloisonné, suivant le stade ammonitelle, que nous nommons stade juvénile lisse ;
- un stade cloisonné pendant lequel l'ornementation s'organise plus ou moins rapidement pour devenir celle de l'adulte, que nous nommons stade juvénile costulé ;
- un stade non cloisonné pendant lequel l'ornementation est dans son maximum d'expression, que nous nommons stade adulte ;
- un stade où l'ornementation s'atténue, voire disparaît, que nous nommons stade adulte tardif.

Stade juvénile lisse : ce stade non orné existe certes chez toutes les espèces de PULCHELLIIDAE mais il finit à

des hauteurs de tour très variables ; il est très peu développé chez les espèces des genres *Subsaxynella*, *Discoidellia*, *Coronites*, *Curliolia*, *Memmiella*, *Heinzia* et *Gerhardtia*. Il atteint des hauteurs relatives de tour plus grandes chez les espèces des genres *Psilotissotia*, *Arnaudella*, *Subpulchellia* et chez les espèces les plus anciennes du genre *Kotetishvilia*. Ce stade juvénile lisse montre son plus grand développement chez les espèces des genres *Buergliceras*, *Nicklesia* et chez les espèces de *Kotetishvilia* issues, directement ou indirectement, de *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841).

Le stade juvénile lisse atteint des hauteurs de tour très variables chez les différents individus d'une même espèce ; il disparaît à des hauteurs de tour moindres chez les individus du morphotype robuste que chez les individus du morphotype gracile (Pl. 36, fig. 2, 8 ; Pl. 32, fig. 4, 6, 8).

Stade juvénile costulé : entre l'apparition de l'ornementation et l'acquisition de l'ornementation adulte, il peut y avoir, chez certaines espèces, des étapes ornementales distinctes et très variées selon les espèces. La costulation peut apparaître sous forme d'ondulations radiales sur le tiers ou la moitié externe des flancs comme chez *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY 1841) et chez certaines *Kotetishvilia* ; les côtes externes peuvent apparaître les premières comme chez les espèces du genre *Subsaxynella* ou bien ce sont les tubercules qui apparaissent les premiers, comme chez *Buergliceras buerglii* ETAYO SERNA, 1968. Un cas particulier est réalisé par certaines espèces du genre *Discoidellia* chez lesquelles apparaissent des sillons très espacés qui, en se rapprochant, parfois brusquement, vont transformer les espaces entre les sillons en côtes larges et arrondies. La réalisation de l'ornementation adulte lors du stade juvénile costulé se fait plus rapidement chez les individus du morphotype robuste que chez ceux du morphotype gracile. C'est souvent à la fin de ce stade que les surélévations costales sont les plus vigoureuses.

Stade adulte : l'ornementation adulte, acquise le plus souvent à la fin du stade juvénile costulé, montre ici sa pleine expression ; c'est en particulier à ce stade que les côtes et les tubercules sont le mieux exprimés. Compte tenu du passage progressif entre la fin du stade juvénile costulé et le début du stade adulte, il est fort probable que la maturité sexuelle des individus s'acquiert dès la fin du stade juvénile costulé. À partir du stade adulte, et jusqu'au stade adulte tardif, de nombreux spécimens étudiés montrent une diminution plus ou moins forte du rapport largeur E/ hauteur H.

Stade adulte tardif : ce stade est caractérisé par l'atténuation puis éventuellement par la disparition des ornements acquis aux stades précédents. Le plus souvent, les côtes deviennent plus fines, plus nombreuses et perdent de leur vigueur, les sillons deviennent moins bien délimités et beaucoup moins profonds et les tubercules disparaissent. Les quelques péristomes observés sont faiblement ondulés avec une avancée

ventrale et l'ornementation avant le péristome est nulle ou composée de stries fines le plus souvent semblables à des stries d'accroissement.

3.— LA MORPHOLOGIE DES BUERGLICERATINAE VERMEULEN 1995

Les BUERGLICERATINAE VERMEULEN 1995 ont dans l'ensemble une coquille très involute mais les tours les plus jeunes de certaines espèces peuvent avoir cependant un ombilic moyennement ouvert. La section transversale est élancée et le ventre est à section convexe, ou ogivale, ou tectiforme. La taille des espèces est variable et le diamètre de certaines d'entre elles peut dépasser 20 cm. En général, les espèces des genres *Discoideilia* VERMEULEN 1995 et *Buergeria* ETAYO SERNA, 1968 sont plus grandes que les espèces du genre *Subsainella* SPATH, 1923, ces dernières étant plus grandes que celles du genre *Thieuloyceras* BRESKOVSKI, 1980.

Genre *Subsainella* SPATH, 1923

L'involution des coquilles est très forte et l'ombilic reste très peu ouvert. La paroi péri-ombilicale est abrupte, légèrement rentrante vers le dos à légèrement inclinée vers l'ombilic ; elle se raccorde au reste des flancs par un coude arrondi.

La section transversale des tours est élancée et les flancs sont faiblement convexes. Les dépressions internes des flancs [Thieuloy et Bulot, 1992], ainsi que nous avons pu le constater sur des spécimens de diverses provenances, résultent avant tout d'un aplatissement post-mortem des coquilles dû à l'écrasement ou/et à la limonitisation des tours internes.

Le ventre convexe à anguleux est moyennement large à très étroit ; il peut être traversé ou non par les côtes (Pl. 3, fig. 3 ; Pl. 4, fig. 8). Lorsque la ligne siphonale est proéminente, les côtes qui la traversent se surélèvent parfois légèrement et donnent l'impression d'une tuberculation siphonale très ténue (Pl. 3, fig. 8) ; cette caractéristique, qui se réalise surtout chez des spécimens du sommet de la Zone à *Subsainella sayni* et de la base de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*, est interprétée comme l'existence d'un processus évolutif tendant vers la réalisation des petits tubercules siphonaux des *Discoideilia*, comme ceux de *Discoideilia pouponi* VERMEULEN 1999 par exemple (Pl. 5, fig. 12, 17).

Les côtes sont le plus souvent étroites et peu vigoureuses. Il est possible de distinguer quatre types principaux :

- des côtes internes qui sont le plus souvent fines et mousses, de direction légèrement proverse, rectilignes ou très peu flexueuses et qui ne correspondent pas toujours avec les côtes externes (Pl. 3, fig. 4, 5) ;

- des côtes externes courtes, étroites, incurvées et de direction nettement proverse (Pl. 3, fig. 4 à 7) qui, la plupart du temps, ne franchissent pas la ligne siphonale ;
- des côtes naissant sur la partie interne des tours, vers le tiers inférieur de la hauteur des tours, ou parfois un peu plus bas, qui suivent un tracé faiblement sigmoïde et atteignent la partie inférieure du ventre où généralement elles disparaissent (Pl. 3, fig. 2, 5, 4) ;

- vers la fin du stade juvénile costulé et au début du stade adulte, il peut exister des côtes légèrement flexueuses, larges, mousses et plates, comme celles de l'holotype de *Subsainella mimica* THIEULOY & BULOT, 1992.

Les sillons intercostaux, entre les côtes externes, sont de largeur variable ; ils peuvent être plus étroits ou plus larges que les côtes, en relation inverse avec le pincement de ces dernières.

Les côtes internes peuvent se renforcer vers la mi-flanc, mais il n'y a pas de tuberculation. Seules quelques rares élévations de côtes sur la ligne siphonale pourraient être assimilées à des tubercules siphonaux primitifs.

Genre *Thieuloyceras* BRESKOVSKI, 1980

Le genre *Thieuloyceras* BRESKOVSKI, 1980 comprend des espèces plus évolutives et d'ornementation plus robuste que celles du genre *Subsainella* SPATH, 1923. L'involution est moins accentuée que chez les espèces du genre *Subsainella* SPATH, 1923 et la section transversale des tours est moins élevée et nettement plus large. Le ventre est plus large et plus arrondi.

Les côtes sont plus vigoureuses et mieux individualisées que celles des *Subsainella* ; elles s'expriment en côtes internes, souvent rigides et radiales, et en côtes externes concaves vers l'avant, occupant le quart ou le tiers externe des flancs et devenant fortement proverses sur la région latéro-ventrale et sur le ventre. Certains individus, comme le spécimen n° 414815 (Pl. 5, fig. 9, 10, 11) possèdent des côtes primaires, faiblement flexueuses, parcourant toute la hauteur des flancs et pouvant, vers la base du tiers externe des flancs, bifurquer en côtes secondaires, concaves vers l'avant et très proverses sur la région latéro-ventrale et sur le ventre.

Les sillons intercostaux sont irrégulièrement plus larges que les côtes internes et, entre les côtes externes, leur largeur est équivalente à celle de ces côtes. Pour les spécimens possédant des côtes primaires, les sillons intercostaux ont à peu près la même largeur que ces côtes. La profondeur des sillons intercostaux dépend de la vigueur des côtes.

Chez les spécimens robustes, les côtes internes s'élèvent parfois dans leur partie supérieure en nodosités mousses et allongées dans le sens de celles-ci.

Genre *Discoidellia* VERMEULEN 1995

Le genre *Discoidellia* VERMEULEN 1995 comprend des espèces à coquilles involutes à moyennement involutes aux stades juvéniles. Aux stades juvénile costulé et adultes, l'involution des coquilles est forte à très forte et la paroi péri-ombilicale est abrupte.

Au stade juvénile acostulé l'involution est variable au sein d'une même espèce et les premiers tours de ce stade peuvent parfois être assez évolués.

Au cours du développement ontogénique, la section transversale des tours devient de plus en plus élancée et souvent sub-ogivale. Chez les spécimens du morphotype robuste les tours restent plus larges que chez ceux des autres morphotypes.

Chez les spécimens du morphotype robuste, le ventre est plus large que chez ceux des autres morphotypes mais, le plus souvent, le ventre reste très étroit en regard de la largeur des tours.

Chez les espèces du genre *Discoidellia* VERMEULEN 1995, les premières côtes apparaissent souvent comme une résultante de l'apparition de sillons d'orientation plus ou moins proverse qui, très distants au début de leur apparition se rapprochent ensuite fortement mais de façon peu régulière. Ce rapprochement des sillons a pour conséquence de réduire la largeur des zones lisses situées entre eux et de réaliser ainsi des côtes larges et arrondies [Busnardo et David, 1957]. À ces côtes juvéniles, le plus souvent externes et de longueur variable, succède ultérieurement une costulation constituée généralement de côtes internes et de côtes externes. Les côtes internes, parfois primaires, droites et plus ou moins vigoureuses, se terminent généralement par un renflement subtuberculiforme plus ou moins allongés, voire un tubercule (Pl. 7, fig. 7, 10) ; ces renforcements terminaux des côtes internes sont nommés ici tubercules latéraux ; ils sont plus vigoureux chez les spécimens du morphotype robuste que chez ceux des autres morphotypes et ils peuvent aussi apparaître sur des spécimens sans que les côtes internes soient exprimées (Pl. 6, fig. 5 ; Pl. 8, fig. 3 ; Pl. 9, fig. 3). Les côtes externes, indépendantes ou issues parfois des côtes internes, sont généralement semblables, courtes et plus ou moins larges et de direction radiale à faiblement proverse. Elles se terminent très souvent par un renflement subtuberculiforme, voire un tubercule. Ces tubercules latéro-ventraux, ou latéro-externes, sont plus ou moins proéminents et ils peuvent être pincés et allongés dans le sens longitudinal, formant alors des clavi. Chez *Discoidellia gabyi* sp. nov. (Pl. 8, fig. 1-4) l'orientation de ces clavi est très variable, bien que restant assez proche d'une direction longitudinale.

La ligne siphonale est très souvent ornée de petits clavi, plus rarement de petits tubercules, dont la vigueur chez les individus d'une même espèce est très variable ; ces ornements siphonaux sont parfois si petits que leur observation ne peut être faite qu'à la loupe. L'espacement de ces tubercules et clavi siphonaux est très

variable. Lorsque les tubercules siphonaux sont très rapprochés ils forment une crête ; dans le cas des clavi, ce rapprochement donne l'aspect d'une carène siphonale discontinue.

Genre *Buergliceras* ETAYO SERNA, 1968

Les espèces du genre *Buergliceras* ETAYO SERNA, 1968 ont une coquille très involute dont la section transversale des tours est très variable.

La section transversale des tours peut être très large, comme chez le morphotype robuste de *Buergliceras buerglii* ETAYO SERNA, 1968 [Etayo Serna, 1968, Pl. VI, fig. 3, 5 ; Vermeulen ce travail, Pl. 11, fig. 1, 3].

Le ventre, plus ou moins large, a une section transversale tectiforme dont les pans sont plus ou moins concaves selon la robustesse des spécimens (Pl. 5, fig. 1, 3).

Les tours jeunes acostulés sont lisses et involutes et la section transversale des tours est plus haute que large. Les flancs sont plats à faiblement convexes et le ventre est arrondi.

L'ornementation apparaît sous forme de légères ondulations dans la région latéro-ventrale accompagnées parfois d'une carène siphonale naissante et peu proéminente qui peut être suivie rapidement de l'apparition des clavi siphonaux.

La costulation est exprimée en côtes toujours simples, larges et basses qui peuvent devenir plus élevées chez les morphotypes robustes ; ces côtes sont droites ou flexueuses et elles s'interrompent brusquement sur les bords du ventre en formant des arêtes ou des clavi de direction longitudinale dont la vigueur est liée à la robustesse des individus.

Il n'y a pas de tubercules latéraux mais parfois de légères élévations des côtes. L'ombilic est toujours extrêmement étroit.

4.— MORPHOLOGIE DES *PSILOTISSOTIINAE* VERMEULEN 1995

Genres *Psilotissotia* HYATT, 1900 et *Subpulchellia* HYATT, 1903

Les espèces appartenant à ces deux genres possèdent des coquilles très involutes. La section transversale des tours est étroite, plus ou moins élancée, acuminée ou tronquée à son sommet. Le ventre est étroit, monocaréné sur la région siphonale ou arrondi chez les espèces du genre *Psilotissotia* HYATT, 1900. Chez les espèces du genre *Subpulchellia* HYATT, 1903, le ventre est plat, ou faiblement concave, ou faiblement convexe et limité par deux carènes latéro-ventrales puis, au stade adulte tardif, il est arrondi.

Les côtes sont souvent filiformes et flexueuses, aiguës et plus ou moins espacées ; elles sont soit indépendantes soit groupées en faisceaux et tendent à

s'aplatir et à s'élargir aux abords du ventre et sur le ventre. M. Gignoux [1920, p. 140] a décrit des côtes « oppeliiformes » pour caractériser un mode de costulation extrêmement fin, assez rigide, qui s'exprime entre le sommet de la paroi péri-ombilicale et le tiers externe des flancs ; cet auteur [Gignoux, 1920, p. 138] rapporte ce type ornemental à des stries d'accroissement ; nous avons observé que parfois, sur certains spécimens pyriteux, cette ornementation « oppeliiforme » se renforce et tend alors vers le mode filiforme (Pl. 12, fig. 13, 15 ; Pl. 13, fig. 13 ; Pl. 14, fig. 8, 10). Les espèces des genres *Psilotissotia* HYATT, 1900 et *Subpulchellia* HYATT, 1903 sont atuberculées.

Genre *Arnaudiella* VERMEULEN 1997

Les espèces du genre *Arnaudiella* VERMEULEN 1997 possèdent des coquilles très involutes. La section transversale des tours est plus ou moins élancée, avec des flancs peu convexes ; elle s'élargit vers le ventre et présente, chez la plupart des espèces, un élargissement plus ou moins marqué au contact des flancs et de la région latéro-ventrale. Le ventre, de largeur variable, est arrondi (Pl. 15, fig. 5, 9, 13, 17), ou sub-aplati (Pl. 16, fig. 12 ; Pl. 17, fig. 12). Au stade adulte tardif, il est arrondi chez toutes les espèces. Il existe parfois une très faible carène siphonale atavique qui peut être fortement accentuée sur les spécimens comprimés *post-mortem*.

Le morphotype gracile a une costulation fine, sub-filiforme, alors que les morphotypes plat, médian et robuste possèdent de grosses côtes externes renforcées sur le ventre. Certains renforcements accusés des côtes sur le ventre ou sur les bords du ventre leur donnent un aspect tuberculeux (Pl. 17, fig. 11, 13). La direction de ces côtes est radiale, proverse ou rétroverse. Il peut aussi exister des côtes « oppeliiformes » similaires à celles observées chez les *PSILOTISSOTIINAE*.

La profondeur des sillons intercostaux dépend de la vigueur des côtes ; ils sont plus profonds sur le ventre ou bien sur les bords du ventre.

Genre *Kotetishvilia* VERMEULEN 1997

Mis à part quelques spécimens affines à *Kotetishvilia nicklesi* HYATT, 1900, les espèces du genre *Kotetishvilia* VERMEULEN 1997 ont des coquilles très involutes. La section transversale des tours devient de plus en plus élancée, et donc relativement plus étroite, des espèces les plus anciennes aux plus récentes. Le ventre est relativement étroit et, au sein d'une même espèce, sa largeur varie en fonction de la robustesse des individus ; il est plat ou concave et arrondi au stade adulte tardif. Chez les espèces les plus anciennes du genre, il est limité longitudinalement soit par des arêtes costales latéro-ventrales (Pl. 18, fig. 3, 6, 18), soit par des élévations costales plus ou moins pincées (Pl. 20, fig. 10, 12). Chez les espèces les plus récentes, les arêtes costales se rejoignent et forment alors, de part et d'autre du ventre, deux carènes latéro-ventrales continues, lisses

ou ondulées longitudinalement (Pl. 26, fig. 10 ; Pl. 27, fig. 2, 4, 5, 8, 11).

La costulation la plus fréquente est constituée de côtes larges et peu élevées, légèrement flexueuses, généralement mousses sur la moitié interne des flancs et bien exprimées sur le tiers externe des flancs et sur le ventre (Pl. 26, fig. 1, 4, 12). Aux abords du ventre toutes ces côtes sont larges et de direction plus ou moins proverse. Les spécimens du morphotype robuste réalisent parfois à la mi-flanc des surélévations costales larges et peu vigoureuses qui peuvent correspondre aux points de concours des côtes externes (Pl. 20, fig. 2). Les spécimens du morphotype gracile réalisent des côtes plus étroites et plus nombreuses (Pl. 21, fig. 7). Chez les espèces à carènes latéro-ventrales continues, les côtes ne franchissent pas le ventre mais elles peuvent parfois le faire onduler longitudinalement, voire latéralement. Certaines espèces, comme *Kotetishvilia nicklesi* HYATT, 1903 et *Kotetishvilia leroyi* VERMEULEN 2001, possèdent des côtes internes pincées qui peuvent, en s'atténuant, tendre vers des côtes « oppeliiformes ». Sur les flancs, les sillons intercostaux sont moins larges que les côtes non pincées et peu profonds ; ils s'approfondissent aux abords du ventre et surtout sur le ventre, en liaison avec l'augmentation de la vigueur des côtes.

5.— MORPHOLOGIE DES PULCHELLIINAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.*

Genre *Nicklesia* HYATT, 1903

Les espèces du genre *Nicklesia* HYATT 1903 ont une coquille fortement involute et une section transversale des tours plus haute que large. Chez *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), le ventre est convexe et sa convexité est de plus en plus forte, du morphotype robuste vers le morphotype gracile ; des stades intermédiaires sont réalisés par les morphotypes plat et médian. Chez *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841), le ventre est plat chez les individus primitifs et concave chez les individus les plus communs ; la concavité du ventre, est de plus en plus accusée, du morphotype gracile vers le morphotype robuste (Pl. 37, fig. 3, 4, 10) et des stades intermédiaires sont réalisés par les morphotypes plat et médian. Chez les individus des deux espèces précitées, la largeur du ventre augmente généralement en fonction de leur robustesse.

Les côtes sont larges, légèrement flexueuses ou droites ; elles peuvent être simples ou bi- ou trifurquées et leur largeur et leur vigueur augmentent du morphotype gracile au morphotype robuste (Pl. 30, fig. 9 ; Pl. 34, fig. 10, 11). Le bord des côtes peut être abrupt ou régulièrement incliné et son inclinaison augmente des morphotypes gracile ou médian vers les morphotypes plat ou robuste mais cette variation n'est pas systématique. Le nombre de côtes par tour ou demi-tour de spire est variable et il est conditionné par la

robustesse des individus ; il est plus faible chez les morphotypes robuste et plat que chez le morphotype médian et plus faible chez le morphotype médian que chez le morphotype gracile. L'orientation des côtes est variable ; elles peuvent être radiales, légèrement proverses ou rétroverses (Pl. 29, fig. 1 ; Pl. 31, fig. 1, 2 ; Pl. 32, fig. 10 ; Pl. 33, fig. 9, 10) ; sur le ventre, elles sont le plus souvent droites, surtout chez les morphotypes robuste, plat et médian, mais sur certains spécimens elles décrivent un très faible sinus proverse. Chez certains individus, le plus souvent robustes, les côtes s'élèvent en nodosités mousses et ces élévations sont le plus souvent situées sur des bifurcations costales (Pl. 33, fig. 2, 5).

Les sillons intercostaux sont le plus souvent un peu moins larges que les côtes et leur profondeur est liée à la vigueur des côtes.

Genre *Coronites* HYATT, 1903

Les espèces du genre *Coronites* HYATT, 1903 possèdent des coquilles moyennement évoluées à fortement évoluées. Chez *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995, la section transversale des tours est plus haute que large et son sommet est échancré par un ventre fortement concave. Chez *Coronites coronatoides* (SAYN, 1890), la section transversale des tours, en relation avec l'augmentation de leur évolution, est plus large que haute et son sommet est échancré par le sillon siphonal.

Les côtes des deux espèces précitées sont de largeur variable mais elles sont généralement plus étroites que celles des espèces du genre *Nicklesia* HYATT, 1903. Chez *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995, espèce primitive du genre, ces côtes sont simples, bi- ou trifurquées, légèrement flexueuses et d'orientation générale faiblement proverse. Cette orientation des côtes devient fortement proverse aux abords du ventre et sur le ventre. Les côtes diminuent de vigueur à l'approche de la région siphonale et s'arrêtent au bord du sillon siphonal sans se rejoindre. Il y a quelques côtes intercalaires. Chez *Coronites coronatoides* (SAYN, 1890), espèce ultime du genre, les côtes sont simples ou bifurquées, concaves vers l'avant et espacées ; les intercalaires sont rares. L'orientation de ces côtes devient fortement proverse aux abords du ventre et, en atteignant le sillon siphonal, elle prend une orientation longitudinale ; chaque côte tend alors à rejoindre la côte située en avant.

La largeur des sillons intercostaux, plus faible que celle des côtes aux premiers stades de l'évolution du genre, devient plus large que celle des côtes au stade évolutif ultime.

Des spécimens synchrones et affines aux formes types de *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995 possèdent de légers renforcement subtuberculiformes occupant la région latéro-ventrale et le ventre ; ces spécimens sont à l'origine d'une nouvelle espèce bien caractérisée en cours d'étude ; ils pourraient être isolés de la population à *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995 comme espèce distincte mais la manifestation des renflements

tuberculiformes qui les caractérisent est souvent graduelle, tant sur les individus qu'entre les individus. Une coupure spécifique, très difficile à cerner ne se justifie donc pas pour ces formes subtuberculées qui doivent être maintenues, tout au moins pour l'instant, dans l'espèce primitive du genre *Coronites* HYATT, 1903.

Genre *Curiolia* VERMEULEN, 1999 (*nom. correct., pro Curiolites* VERMEULEN, 1995).

Les espèces du genre *Curiolia* VERMEULEN, 1999 possèdent des coquilles moyennement évoluées à fortement évoluées. Chez *Curiolia heinzi* (SAYN, 1890), la section transversale des tours est plus haute que large et son sommet est concave et échancré par le sillon siphonal.

Les côtes, proches de celles des *Coronites* chez *Curiolia heinzi* (SAYN, 1890), espèce la plus ancienne du genre, deviennent plus fines et plus espacées chez *Curiolia garroni* (VERMEULEN, 1997), l'une des espèces ultimes ; elles présentent chez toutes les espèces congénériques des surélévations plus ou moins vigoureuses, à la base du tiers externe des flancs ou vers leur milieu. Comme chez les *Coronites*, les côtes sont légèrement flexueuses chez les espèces primitives puis souvent concaves vers l'avant et très espacées chez les espèces ultimes. Sur le ventre, les retombées ventrales sont très fortement proverses et aux abords du sillon siphonal, elles prennent une direction sub-longitudinale pour tendre vers celles situées en avant d'elles et parfois les rejoindre.

Les tubercules latéro-ventraux sont arrondis, en gouttes virgulées, ou pincés et épineux, en virgules. Les adultes de certaines espèces peuvent posséder une arête latérale qui est probablement l'équivalent de l'arête latérale des *Heinzia* et des *Gerhardtia*.

Le ventre, toujours concave, est beaucoup plus large chez les espèces évoluées que chez les espèces plus primitives.

Les sillons intercostaux sont relativement beaucoup plus larges chez les formes évoluées que chez les formes à ombilic moins ouvert. Le sillon siphonal est plus ou moins large selon les individus mais il est toujours profond et bien délimité.

Genre *Memmiella* VERMEULEN, 1999

Les espèces du genre *Memmiella* VERMEULEN, 1999 possèdent des coquilles involutes à fortement évoluées dont la paroi péri-ombilicale est peu élevée et abrupte. Chez *Memmiella crevolai* VERMEULEN, 1999, la section transversale des tours est plus haute que large et son sommet est concave et échancré par le sillon siphonal. Les formes ultimes du genre ont une section transversale sub-quadratique.

Les côtes sont « pulchelliennes », c'est-à-dire larges, plus ou moins flexueuses et assez peu élevées, avec des bords plus ou moins inclinés ; elles naissent à la base des

flancs et s'élargissent régulièrement jusqu'au bord ventral, où elles s'élèvent en tubercules plus ou moins vigoureux suivant le morphotype.

Les structures périphériques [Vermeulen 1981 a ; ce travail, fig. 18] sont constituées des tubercules latéro-ventraux *sensu lato* et des retombées ventrales de ces tubercules. Ces derniers possèdent une arête antérieure peu anguleuse et une arête postérieure mousse dont la terminaison rejoint l'arrière des retombées ventrales faisant ainsi un trajet « en diagonale » par rapport aux reliefs tuberculeux (Pl. 41, fig. 7). Chez *Memmiella crevolai* VERMEULEN, 1999, espèce la plus ancienne du genre, la base des tubercules, surélevée par rapport aux côtes, possède une arête latérale mousse (Pl. 41, fig. 6) ; cette arête devient un peu plus anguleuse chez les espèces plus évoluées. Les retombées ventrales, plus ou moins larges selon le morphotype, sont fortement projetées en avant ; elles s'arrêtent au bord du sillon siphonal.

Le ventre est concave de par l'existence d'un sillon siphonal profond peu ou pas traversé par les sillons intercostaux ; sa largeur est variable en fonction de la robustesse des individus.

Genre *Heinzia* SAYN, 1890 *nom. transl.* HYATT, 1903

Les espèces du genre *Heinzia* SAYN, 1890 possèdent des coquilles involutes à paroi péri-ombilicale peu élevée et abrupte et des coquilles fortement évoluées dont la paroi péri-ombilicale est plus élevée que celle des espèces involutes et d'inclinaison variable. La section transversale des tours est généralement plus haute que large et son sommet est concave et échancré par un sillon siphonal plus ou moins bien délimité et plus ou moins profond selon les espèces

Les côtes sont « pulchelliennes », larges, plus ou moins flexueuses et plus ou moins élevées en fonction de la robustesse des individus et avec des bords plus ou moins inclinés. Chez les espèces involutes, les côtes

naissent à la base des flancs ou sur les flancs ; chez les espèces évoluées elles naissent à la base des flancs ou sur les flancs, mais aussi sur la paroi péri-ombilicale. Chez toutes les espèces elles s'élèvent, sur la région latéro-ventrale et les bords du ventre, en formant les structures périphériques [Vermeulen 1981 a ; ce travail, fig. 18] qui deviennent de plus en plus complexes au cours de l'évolution. Tout d'abord constituées de nodosités subtuberculeuses comme chez *Heinzia communis* BÜRGL, 1956 (Pl. 42 ; fig. 6, 7), ces structures périphériques acquièrent des arêtes ventrales, des arêtes latérales, antérieures et postérieures qui délimitent alors des parallélogrammes latéro-ventraux [Vermeulen, ce travail, fig. 18]. Aux derniers stades évolutifs le dédoublement de l'arête latérale fait apparaître une structure latérale plus ou moins proéminente [Vermeulen, ce travail, fig. 18], mais parfois absente, en fonction de la robustesse des individus. Cette structure, moins bien exprimée chez les espèces du genre *Heinzia* SAYN, 1890 que chez celles du genre *Gerhardtia* HYATT, 1903, a une surface le plus souvent convexe et des arêtes latérales peu ou pas exprimées. Les retombées ventrales, plus ou moins larges et vigoureuses selon la robustesse des individus (Pl. 45, fig. 10 ; Pl. 47, fig. 8), partent des arêtes ventrales et sont fortement proverses. Chez les espèces les plus anciennes, elles s'estompent le long de la région siphonale et chez les espèces les plus évoluées, qui possèdent un sillon siphonal, elles s'interrompent aux abords de ce sillon.

Le ventre est concave chez toutes les espèces. Le sillon siphonal peut être traversé par les sillons intercostaux et sa largeur est variable en fonction de la robustesse des individus.

Genre *Pulchellia* UHLIG, 1882 [*sensu* Vermeulen, ce travail]

Toutes les espèces du genre *Pulchellia* UHLIG, 1882 possèdent des coquilles fortement involutes dont la

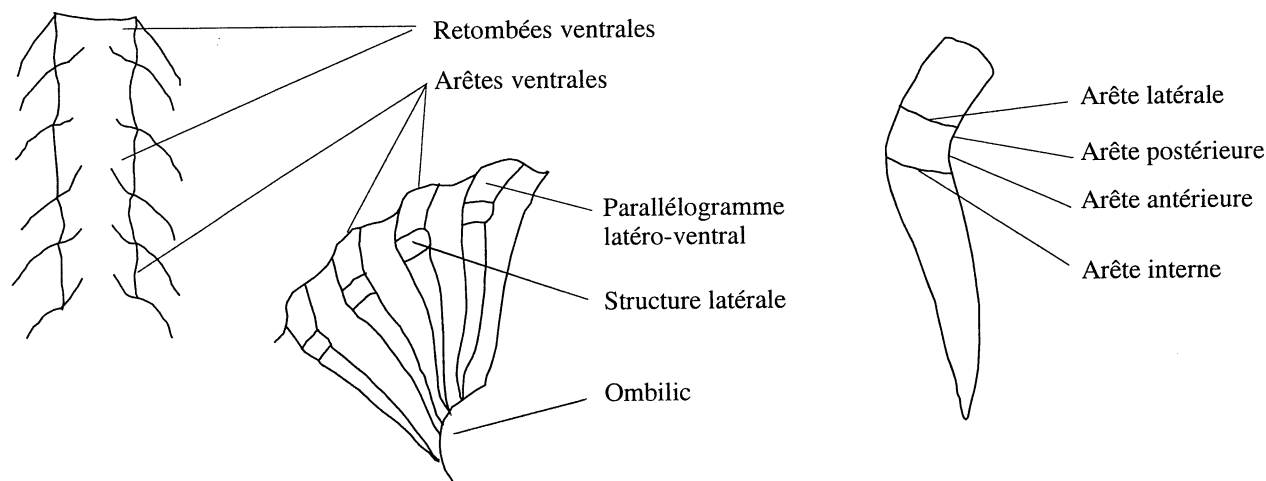


FIG. 18.— Les structures périphériques des PULCHELLIINAE [d'après Vermeulen, 1980a, modifié].

paroi péri-ombilicale est très peu élevée et abrupte. La section transversale des tours est toujours plus haute que large et son sommet est concave.

Les côtes, plus ou moins larges selon le morphotype, naissent près du sommet de la paroi péri-ombilicale ou à des hauteurs variables sur les flancs ; elles sont flexueuses, peu élevées, avec des bords d'inclinaison variable. En se dirigeant vers la région latéro-ventrale, elles s'élargissent régulièrement et acquièrent leur maximum de largeur sur le bord ventral où elles forment des arêtes longitudinales aiguës (Pl. 43, fig. 8, 10 ; Pl. 44, fig. 4). Les retombées ventrales sont proverses, plus ou moins larges selon le morphotype et s'estompent en arrivant sur la région siphonale.

Le ventre, dominé par les arêtes ventrales, est concave et sa largeur est variable en fonction de la robustesse des individus ; il est traversé par les sillons intercostaux qui, à cet endroit, sont fortement atténués.

Les coquilles sont atuberculées, mais certains individus possèdent des nodosités mousses dans la région latéro-ventrale qui peuvent être interprétées comme l'expression de structures latérales inhibées. L'appartenance de ces individus aux différentes espèces du genre *Pulchellia* UHLIG, 1882 sera discutée lors de l'étude paléontologique de l'espèce générique.

Genre *Gerhardtia* HYATT, 1903

Les espèces primitives peu évoluées du genre *Gerhardtia* HYATT, 1903 sont très peu connues ; seules celles bien évoluées sont représentées par des populations abondantes. Selon les espèces, les coquilles sont faiblement évolutées ou moyennement évolutées et la paroi péri-ombilicale est lisse ou costulée et d'inclinaison variable.

La section transversale des tours est très souvent plus haute que large et son sommet est concave et échancré par une forte concavité ventrale, accentuée chez les espèces les plus évoluées par un sillon siphonal bien délimité et plus ou moins profond selon la robustesse des individus. Les spécimens robustes des espèces ultimes du genre ont parfois une section transversale sub-quadratique plus large que haute.

Les côtes sont « pulchelliennes », larges, plus ou moins flexueuses et plus ou moins élevées en fonction de la robustesse des individus, avec des bords plus ou moins inclinés ; elles naissent à la base des flancs ou sur les flancs, mais aussi à la base de la paroi péri-ombilicale ou sur la suture ombilicale. Chez toutes les espèces actuellement connues, elles s'élèvent en formant les structures périphériques [Vermeulen 1981 a ; ce travail, fig. 18] qui deviennent de plus en plus complexes au cours de l'évolution. Ces structures périphériques acquièrent des arêtes ventrales, des arêtes latérales, antérieures et postérieures qui délimitent alors des parallélogrammes latéro-ventraux. (Pl. 54, fig. 3)

Aux derniers stades évolutifs le dédoublement de l'arête latérale fait apparaître une structure latérale plus ou moins proéminente (Pl. 55, fig. 4, 6), mais parfois absente, en fonction de la robustesse des individus (Pl. 53, fig. 7, 11) ; cette structure peut être convexe, plate ou concave. Les retombées ventrales, plus ou moins larges et vigoureuses selon la robustesse des individus (Pl. 51, fig. 6 ; Pl. 53, fig. 3 ; Pl. 55, fig. 7), partent des arêtes ventrales et sont fortement proverses et plus ou moins incurvées ; elles s'estompent le long de la région siphonale et, chez les espèces les plus évoluées, elles s'interrompent brusquement contre le bord du sillon siphonal.

Le ventre est concave chez toutes les espèces ; il peut être traversé ou non par les sillons intercostaux et sa largeur est variable en fonction de la robustesse des individus. Le sillon siphonal, surcreusant longitudinalement la dépression ventrale est limité par deux arêtes longitudinales parfois aiguës chez les spécimens robustes des espèces ultimes du genre.

6.- CONCLUSIONS

Malgré leur mode ornemental simple, les différentes espèces de la famille des PULCHELLIIDAE réalisent des morphologies très variées dont les différences s'expriment principalement au niveau de la costulation, des structures périphériques, lorsqu'elles existent, ainsi que par une ouverture plus ou moins grande de l'ombilic. Au sein même de chaque espèce, la morphodiversité est extrême et nous retiendrons en particulier que :

- le nombre de côtes par tour ou demi-tour de spire est souvent très variable, de quelques-unes à plusieurs dizaines ;
- la hauteur et l'inclinaison de la paroi péri-ombilicale et la vigueur des côtes fluctuent beaucoup en fonction de la robustesse des individus ;
- les structures périphériques peuvent être absentes, moyennement exprimées ou très vigoureuses selon le morphotype et la robustesse des individus ;
- le ventre est plus ou moins arqué, qu'il soit convexe ou qu'il soit concave ;
- la ligne de suture, très simple et parfois légèrement différente sur les deux côtés d'un même spécimen, varie aussi selon la robustesse individuelle ; elle est moins découpée chez les individus robustes que chez les individus graciles.

Ces grandes variations intraspécifiques expliquent le grand nombre d'espèces typologiques créées par les anciens auteurs ; elles montrent également, pour la réalisation d'une classification stable la nécessité d'avancer vers la compréhension d'espèces chez lesquelles la variabilité intraspécifique est appréhendée comme une caractéristique naturelle.

Chapitre 5

L'ESPÈCE CHEZ LES PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.*

Jusque vers les années soixante du XX^e siècle, les études portant sur les espèces de la famille des PULCHELLIIDAE étaient peu étayées par des données stratigraphiques précises. Le plus souvent, ces espèces, réputées parfois à juste titre fort rares, n'étaient conçues et décrites qu'à partir d'un ou quelques spécimens. La classification typologique dominait alors et c'est dans cette conjoncture que nous avons entrepris l'étude de cette famille d'ammonites. Dès le début de nos recherches nous avons récolté avec précision un très grand nombre de spécimens, deux cents environ, appartenant au genre *Nicklesia* HYATT, 1903. À partir de la clé de détermination préconisée par Bürgli [1956, p. 45] nous avons essayé de distinguer les différentes espèces présentes dans cette population. Nous nous sommes rapidement aperçu que les critères utilisés par cet auteur, en particulier le nombre de côtes par tour de spire, ne permettaient pas de classer tous les spécimens et que certains d'entre eux, en nombre non négligeable, malgré leur appartenance sans équivoque au genre *Nicklesia* HYATT, 1903, ne pouvaient se rattacher aux espèces définies antérieurement et réalisaient des morphologies intermédiaires entre deux ou plusieurs espèces.

	D	H	E	N	S
D	1				
H	0,996	1			
E	0,889	0,889	1		
N	0,389	0,383	0,073	1	
S	-0,227	-0,236	0,214	-0,637	1

1.— LES RÉSULTATS STATISTIQUES

Nous avons effectué une étude statistique (analyses univariée, bivariée, multivariée et analyse factorielle des correspondances), basée sur une population de 134 spécimens de *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), pour laquelle les paramètres D, diamètre, H, hauteur de tour maximum au D mesuré, E, épaisseur = largeur de la section transversale des tours au D mesuré, et N, nombre de côtes par demi-tour de spire sur le dernier demi-tour, au D mesuré, ont été mesurés (fig. 19, 20, 21). Cette étude a permis de sélectionner les paramètres les mieux corrélés par l'établissement de la matrice de corrélations suivante :

Les résultats sont les suivants :

- la matrice de corrélations montre que les paramètres les plus corrélés sont D et H, E et D, E et H ainsi que $S = 100 E/H$ et N.
- l'étude biométrique a révélé une relation non linéaire directe entre la variation de E/H et de N qui serait plutôt du type a/X ou $-ax^2$;
- dans le cas des espèces involutes, comme *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), le diamètre D, la hauteur de tour H et à moindre titre E, apparaissent comme des paramètres fondamentaux de la croissance ontogénique car les coefficients de corrélation très élevés traduisent de fortes variations concomitantes de ces trois paramètres ; ceci se traduit en particulier sur le diagramme de dispersion $H = f(D)$ par une forte étroitesse du nuage de points (fig. 21) et aucune discontinuité dans cette variation n'a été décelée ;
- la population polytypique se répartit dans le diagramme de dispersion $E/H = f(N)$ selon un nuage subtriangulaire dont les points extrêmes correspondent à des phénotypes morphologiques, ou morphotypes, extrêmes qui ont été par le passé considérés comme des espèces distinctes, et qui sont reliés par un très grand nombre de spécimens intermédiaires (fig. 20) ; nous les nommons morphotypes robuste, plat et gracile [Vermeulen, ce travail, chap. 4, § 5] ;
- l'analyse factorielle des correspondances n'a pas permis d'établir une coupure au sein de la population étudiée et la projection en histogramme sur l'axe factoriel principal ne permet pas non plus de séparer nettement deux ou plusieurs populations.

2.— RÉPERCUSSIONS DES RÉSULTATS SUR LA NOTION D'ESPÈCE CHEZ LES PULCHELLIIDAE

L'existence des morphotypes extrêmes, robuste, plat et gracile est envisageable pour la quasi-totalité des espèces de la famille des PULCHELLIIDAE, à l'exception, peut-être, des espèces faiblement ornées, chez lesquelles la variabilité intraspécifique est plus discrète. Quatre cas très différents se présentent selon la quantité des spécimens conspécifiques récoltés.

Cas des espèces quantitativement importantes : nos récoltes ont montré qu'une population peut être bien représentée à partir de 50 spécimens synchrones, mais il

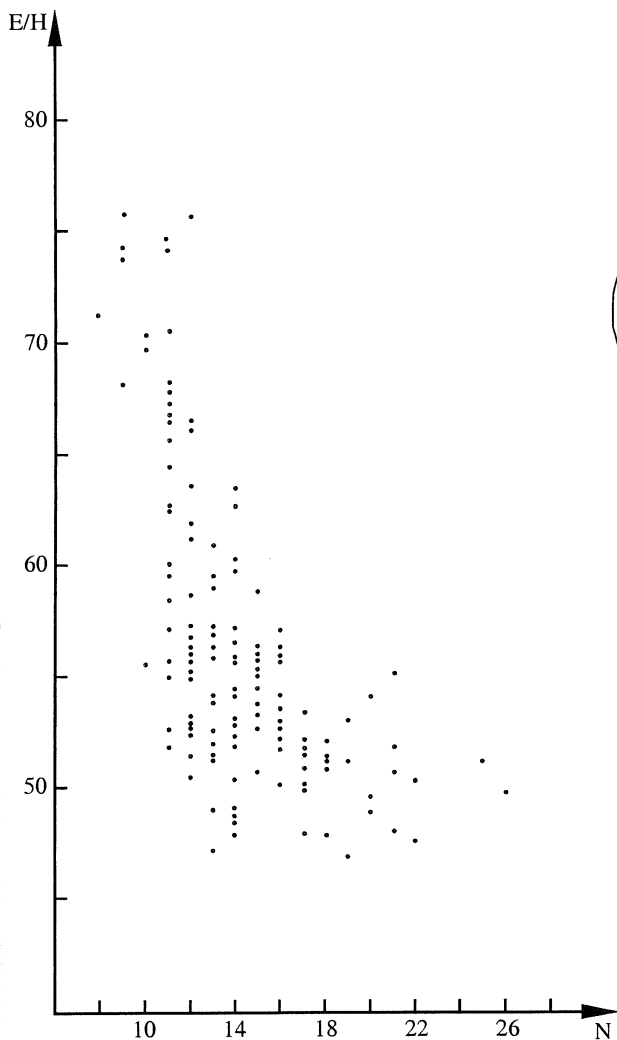


FIG. 20.— Diagramme de dispersion $E/H = f(N)$ de *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY).

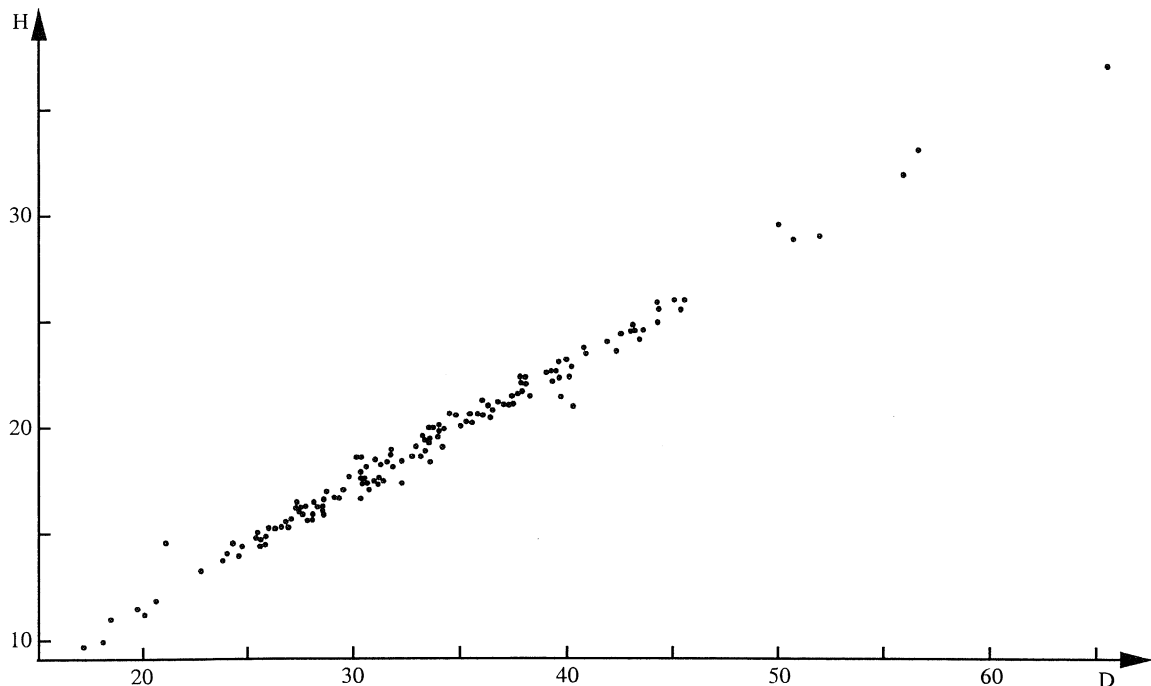


FIG. 21.— Diagramme de dispersion $H = f(D)$ de *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY).

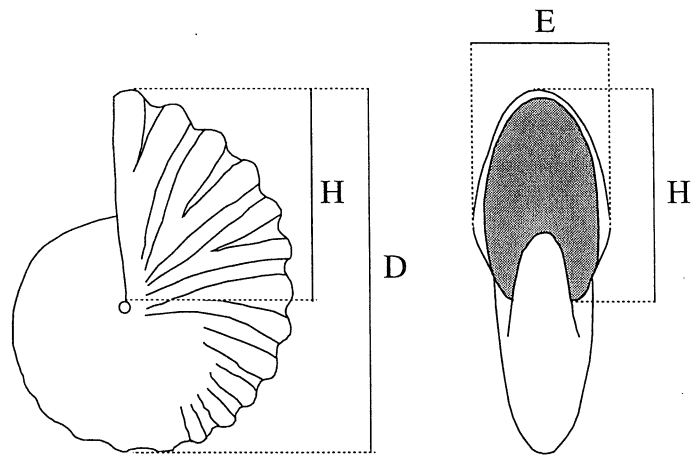


FIG. 19.— Mesures effectuées sur *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841).

est évident que plus le nombre des spécimens est élevé, plus la variabilité intraspécifique et les limites biologiques de l'espèce sont correctement appréhendées. Il est aussi possible d'admettre que lorsque les individus représentant les morphotypes extrêmes ont été récoltés, l'appréhension de la variabilité intraspécifique est satisfaisante ; c'est le cas de la plupart des espèces des genres *Nicklesia*, *Heinzia*, *Gerhardtia*, *Arnaudiella* et de quelques espèces du genre *Kotetishvilia*. En plus des morphotypes extrêmes, les populations quantitativement importantes, de 50 spécimens et plus, montrent souvent des morphotypes particuliers ; par exemple, le morphotype à côtes rétrocurvées, décrit sous le nom de *Nicklesia dumasiana retrocurvata* par Bürgl [1956] a été observé par nous [Vermeulen, ce travail, Pl. 33, fig. 8, 9,

10] chez *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), ainsi que chez *Arnaudiella bertrandi* (NICKLÈS, 1894), espèces dont nous avons récolté plus de 100 spécimens. Les limites de l'épibole d'une espèce quantitativement importante sont faciles à repérer, mais les limites temporelles exactes d'une espèce sont toujours difficiles à situer ; les variations des caractères morphologiques dans le processus phylogénétique jouent alors un rôle prépondérant.

Cas des espèces représentées par un faible nombre de spécimens : c'est hélas un cas encore assez fréquent chez les PULCHELLIIDAE car certaines espèces ne sont représentées que par de petites populations à fréquence relative faible au sein de la faune associée. Le potentiel morphovariant de celles-ci, dont le nombre de spécimens est inférieur à 10, n'est généralement pas bien appréhendé, et la conception est nécessairement plus ou moins typologique. Allié aux variations morphologiques, l'argument d'asynchronisme stratigraphique devient alors un critère majeur dans la distinction de ces espèces. C'est généralement le cas des espèces des genres *Thieuloyceras*, *Discoidellia*, *Buergliceras*, *Curiolia*, *Memmiella* et de quelques espèces des genres *Subpulchellia* et *Arnaudiella*.

Cas intermédiaires entre les deux cas précédents : quelques dizaines de spécimens sont parfois insuffisantes pour avoir une bonne compréhension d'une espèce. Dans ce cas, il est possible, si des espèces congénériques le montrent, d'admettre l'existence potentielle des morphotypes extrêmes et donc d'interpréter, en fonction de ce postulat, les différents spécimens récoltés. L'argument d'asynchronisme stratigraphique reste ici encore important dans la distinction des espèces. Les espèces *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894), *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN,

1962), *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995 et *Heinzia hispanica* (HYATT, 1903) sont dans ce cas.

Cas des espèces peu ornées : la distinction des morphotypes extrêmes reste ici problématique et un nombre important de spécimens, généralement plus de 100, est nécessaire pour une appréhension satisfaisante de l'espèce car, malgré la faiblesse de l'ornementation, la variabilité morphologique intraspécifique est souvent très importante mais discrète. La plupart des espèces des genres *Subsainella* et *Psilotissotia* sont dans ce cas, ainsi que les espèces évoluées du genre *Kotetishvilia*, *Kotetishvilia sauvageai* (HERMITE, 1879) et *Kotetishvilia brevicostata* (KOTETISHVILI, 1980).

3.— CONCLUSIONS

Les spécimens d'ammonites récoltés dans l'optique d'une étude spécifique ne représentent, quel que soit leur nombre, qu'une entité très partielle des caractères phénétiques de cette espèce. Les différentes méthodes d'études prises isolément ne peuvent prétendre, quelle que soit leur capacité analytique, à une compréhension immuable des espèces. Seule une étude pluriméthodique associée aux analyses stratigraphiques et morphologiques permet, à partir d'un matériel obligatoirement fragmentaire, d'apprécier au mieux les variations morphologiques et structurales instantanées d'une espèce, au sens biostratigraphique, et donc d'approcher au mieux une compréhension spécifique proche des réalités biologiques.

Les études spécifiques menées sur les PULCHELLIIDAE, ainsi que sur d'autres familles d'ammonites, montrent que l'existence des morphotypes robuste et gracile, et éventuellement plat, est une caractéristique spécifique commune chez les Ammonites.

Chapitre 6

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

ORDRE AMMONOIDEA ZITTEL, 1884

SOUS-ORDRE AMMONITINA HYATT, 1889

SUPER-FAMILLE ENDEMOCERATAEAE SCHINDEWOLF, 1966 *nom. transl.* VERMEULEN 1996

Les études de suturogenèse ont conduit O. H. Schindewolf à créer la famille des ENDEMOCERATIDAE [1966, p. 375]. Nous avons créé la super-famille des ENDEMOCERATAEAE [1996, p. 62] pour regrouper les NEOCOMITIDAE SALFELD, 1921, les ENDEMOCERATIDAE SCHINDEWOLF, 1966 et les PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.*

Cette super-famille comprend donc trois familles phylétiquement liées qui se succèdent au cours du Crétacé inférieur, du Valanginien au Barrémien, et qui constituent une entité divergente du tronc périssphinctidien en extinction. Dans cette classification, les BERRIASSELLIDAE SPATH, 1922 constituent une famille charnière dont l'appartenance aux ENDEMOCERATAEAE ou aux PERISPHINCTACEAE reste à préciser.

Famille PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.*

La famille des PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.* a été rattachée par le passé aux DESMOCERATAEAE ZITTEL, 1895 [Wright, 1981]. Dans les niveaux à *Subsajnella begudensis* (THIEULOY & BULOT, 1992) nous avons récolté des spécimens, indubitablement liés aux *Subsajnella*, où la costulation interne des flancs devient plus rigide et plus vigoureuse ; ces spécimens montrent une convergence très marquée vers la morphologie des *Discoideilia*. La découverte de *Discoideilia pouponi* VERMEULEN, 1999 a permis de confirmer l'hypothèse de parenté émise antérieurement [Vermeulen, 1996 c] entre les genres *Subsajnella* SPATH, 1923 et *Discoideilia* VERMEULEN, 1995 et donc de classer le genre *Subsajnella* SPATH, 1923 dans la famille des PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.*

Certains individus juvéniles du genre *Sajnella* KILIAN, 1910 ont une costulation proche de celle des espèces du genre *Subsajnella* SPATH, 1923. La naissance du genre *Subsajnella* SPATH, 1923 à partir du genre *Sajnella* KILIAN, 1910 est donc très probable et elle permet d'affirmer qu'une parenté directe existe entre les ENDEMOCERATIDAE SCHINDEWOLF, 1966 et les PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.* Le classement de ces deux familles dans une même catégorie taxinomique supra-familiale, les ENDEMOCERATAEAE SCHINDEWOLF, 1966 *nom. transl.* VERMEULEN, 1996, est donc justifié. Les NEOCOMITIDAE SALFELD, 1921, liés aux ENDEMOCERATIDAE SCHINDEWOLF, 1966 y sont également classés.

Remarque : la connaissance actuelle des liens phylétiques entre les différents genres et entre les différentes espèces de la famille des PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.* fait que cette unité taxinomique est

maintenant bien définie phylogénétiquement ; son contenu générique bien ordonné rend inutile une super-famille des PULCHELLIACEAE (LUPPOV & DRUSHCHITS, 1958) ne contenant que les PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.* et créée dans l'optique d'une tendance non justifiée scientifiquement, prodigue par ses créations taxinomiques typologiques excessives et systématiques il y a environ un demi-siècle dans certaines contrées...

En conséquence, nous considérons la super-famille des PULCHELLIACEAE DOUVILLÉ, 1890 *nom. transl.* LUPPOV & DRUSHCHITS, 1958 non définie, comme *nomen nudum*.

La famille des PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.*, telle que nous la concevons, est divisée en trois sous-familles :

- la sous-famille des BUERGLICERATINAE VERMEULEN, 1995 regroupant les espèces les plus primitives, classées dans les genres *Subsajnella* SPATH, 1923, *Thieuloyceras* BRESKOVSKI, 1980, *Buerglyceras* ETAYO SERNA, 1968 et *Discoideilia* VERMEULEN, 1995 ;
- la sous-famille des PSILOTISSOTIINAE VERMEULEN, 1995, issue des BUERGLICERATINAE VERMEULEN, 1995, dans laquelle sont classés les genres *Psilotissotia* HYATT, 1900, *Subpulchellia* HYATT, 1903, *Arnaudiella* VERMEULEN, 1997 et *Kotetishvilia* VERMEULEN, 1997 ;
- la sous-famille des PULCHELLIINAE DOUVILLÉ, 1911 *emend.*, issue des PSILOTISSOTIINAE VERMEULEN, 1995, qui comprend les genres *Nicklesia* HYATT, 1903, *Pulchellia* UHLIG, 1882, *Heinzia* SAYN, 1890, *Gerhardtia* HYATT, 1903, *Coronites* HYATT, 1903, *Curiolia* VERMEULEN, 1999 *nom. correct.* Vermeulen 1999, *pro Curiolites* VERMEULEN, 1995 et *Memmiella* VERMEULEN, 1999.

1.— LA SOUS-FAMILLE DES BUERGLICERATINAE VERMEULEN, 1995

Cette sous-famille regroupe les genres les plus anciens de la famille des PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890, dont les espèces se sont développées de la base de l'Hauterivien supérieur, Zone à *Subsajnella sayni*, à la partie inférieure du Barrémien inférieur, base de la Zone à *Nicklesia pulchella*.

Les genres *Subsajnella* SPATH, 1923, *Thieuloyceras* BRESKOVSKI, 1980, *Buerglyceras* ETAYO SERNA, 1968 et *Discoïdellia* VERMEULEN, 1995 composent cette sous-famille. De nombreuses espèces, appartenant aux genres précités, ne sont représentées que par de petites populations disséminées stratigraphiquement entre la base de la Zone à *Subsajnella sayni* et le sommet de la Sous-Zone à *Psilotissotia colombiana*. *Subsajnella sayni* (PAQUIER, 1900), *sensu* Thieuloy et Bulot [1992], est l'espèce la plus ancienne de la sous-famille. *Discoïdellia mariolae* (NICKLÈS, 1890) a été récoltée dans la Sous-Zone à *Psilotissotia colombiana* ; c'est également au sommet de cette sous-zone qu'ont été récoltés les derniers représentants du genre *Discoïdellia* VERMEULEN, 1995.

1.1. Genre *SUBSAYNELLA* SPATH, 1923

Générotipe : *Subsajnella sayni* (PAQUIER, 1900).

Diagnose : genre composé d'espèces à coquilles discoïdes à section beaucoup plus haute que large, involutes, à ombilic peu ouvert. La paroi péri-ombilicale est fortement inclinée, abrupte ou rétroverse et se raccorde au reste des flancs par un coude arrondi à sub-angleux. La costulation est très variable sur les flancs et beaucoup plus régulière sur la région latéro-ventrale où elle s'exprime le plus souvent sous forme de côtes fines, plus ou moins incurvées et proverses. Dans la plupart des espèces, les côtes sont effacées sur la région siphonale. Le ventre est généralement étroit, arrondi à subcaréné. Sur la moitié interne des flancs des côtes plus fortes que les précédentes, rigides et plus ou moins proverses, peuvent apparaître à des stades ontogéniques divers. La ligne de suture a un lobe ventral assez large, des selles latérales hautes et découpées dont la base est étranglée. Les selles internes, périombilicales, sont plus faiblement découpées que les latérales. Le lobe latéral est trifide et dissymétrique, le lobule central étant étroit et allongé.

Contenu spécifique : dans ce genre sont classées les espèces *Subsajnella sayni* (PAQUIER, 1900), *Subsajnella begudensis* THIEULOY & BULOT, 1992, *Subsajnella mimica* THIEULOY & BULOT, 1992, Pl. 4, fig. 8, 9, 10) et *Subsajnella subcarinata* sp. nov.

Évolution : issu du genre *Sajnella* KILIAN, 1910, le genre *Subsajnella* SPATH, 1923 est à l'origine des genres *Thieuloyceras* BRESKOVSKI, 1980 et *Discoïdellia* VERMEULEN, 1995.

Répartition stratigraphique : les différentes espèces se répartissent de la base de la Zone à *Subsajnella sayni* au sommet de la moitié inférieure de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*.

Affinités et différences : les espèces du genre *Subsajnella* SPATH, 1923 diffèrent de celles du genre *Sajnella* KILIAN, 1910 par leur taille adulte beaucoup plus petite et par leur ornementation plus fine qui persiste au stade adulte ; ce genre est cantonné dans l'Hauterivien supérieur alors que le genre *Sajnella* KILIAN, 1910 est de l'Hauterivien inférieur.

Les espèces du genre *Subsajnella* SPATH, 1923 diffèrent de celles du genre *Thieuloyceras* BRESKOVSKI, 1980 par une section des tours plus élancée, par une costulation interne plus discrète, plus fine, moins vigoureuse sur les flancs et par des côtes latéro-ventrales et ventrales plus fines et moins vigoureuses ; elles en diffèrent également par un ombilic souvent moins ouvert.

Les espèces du genre *Subsajnella* SPATH, 1923 diffèrent de celles du genre *Discoïdellia* VERMEULEN, 1995 par un ombilic plus large, une costulation interne plus sporadique, irrégulière et moins vigoureuse et par des côtes latéro-ventrales plus fines ; elles en diffèrent également par l'absence de tubercules latéraux et de nodosités latéro-ventrales. Les petits tubercules siphonnaires souvent claviformes, communs chez la plupart des espèces de *Discoïdellia*, n'existent pas chez les *Subsajnella*.

SUBSAYNELLA sayni (PAQUIER, 1900)

Synonymie

- 1900 – *Desmoceras Saini* sp. nov. ; Paquier, p. 553, 554, Pl. VIII, fig. 2 a-c.
- 1970 – *Subsajnella sayni* PAQUIER ; Busnardo, p. 88, 89, fig. 2a, 2b, 5.
- non 1970 – *Subsajnella sayni* PAQUIER ; Busnardo, p. 88, 89, fig. 3a, 3b, 4.
- ? 1981 – *Subsajnella* cf. *saini* (PAQUIER, 1900) ; Kemper *et al.*, p. 303, Pl. 34, fig. 5, 6.
- ? 1982 – *Subsajnella sayni* (PAQUIER) ; Braga *et al.*, Pl. 1, fig. 9.
- 1992 – *Subsajnella sayni* (PAQUIER, 1900) ; Thieuloy et Bulot, p. 91, 92, Pl. 3, fig. 6, 7, 9-11, 13.
- ? 1992 – *Subsajnella sayni* (PAQUIER, 1900) ; Thieuloy et Bulot, p. 91, 92, Pl. 3, fig. 8, 12 ; Pl. 4, fig. 6.
- non 1993 – *Subsajnella sayni* (PAQUIER) ; Autran, Pl. 12, fig. 6.
- 1995 – *Subsajnella sayni* (PAQUIER) ; Vasiček, Pl. 2, fig. 5.
- ? 1995 – *Subsajnella* sp. ; Cecca *et al.*, Pl. 1, fig. 9.
- 1999 – *Subsajnella sayni* (PAQUIER) ; Vasiček et Michalik, fig. 7, 3 (4).

Holotype : l'holotype est le spécimen pyriteux n° ID 706, désigné comme type et figuré en 1900 par V. Paquier, Pl. VIII, fig. 2 a-c, intégré dans la collection W. Kilian et conservé dans les collections de l'Institut Dolomieu à Grenoble.

Dénomination : espèce dédiée à G. Sayn.

Localité type : Noyers-sur-Jabron, Alpes de Haute-Provence.

Strate type : aucune strate type n'a été désignée de manière précise ; Thieuloy et Bulot [1992] ont simplement désigné la Zone à *Subsaynella sayni* et l'association de l'espèce-index avec *Spitidiscus rotula* (SOWERBY, 1827). Des études biostratigraphiques menées dans la localité type de l'espèce-index permettraient de désigner une strate type pour pouvoir ensuite effectuer des corrélations précises.

Répartition stratigraphique : *Subsaynella sayni* (PAQUIER, 1900) apparaît à la base de la zone qu'elle caractérise, associée à *Spitidiscus rotula* (SOWERBY, 1827) et *Cruasicerus cruasense* (TORCAPEL, 1884) ; elle persisterait jusqu'à la base de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus* [Thieuloy et Bulot, 1992, p. 91, 92] ; nous ne l'avons jamais rencontrée dans cette zone, ni au sommet de la zone dont elle est l'index.

Matériel étudié : l'holotype, n° ID 706 de Noyers-sur-Jabron, Alpes de Haute-Provence ; le spécimen n° ID 10706, de Noyers-sur-Jabron, collection Latil ; le spécimen n° ID 10527, Montbrun-les-bains, cluse d'Aulan, Drôme, collection J. P. Thieuloy ; le spécimen n° 414927, banc n° 106/0410 et le spécimen n° 414313, banc n° 115/0410, coupe n° 0410, les Ribas près Demandolx, Alpes de Haute-Provence et divers spécimens non répertoriés du Collet des Boules près Peyroules, Alpes de Haute-Provence.

Mensurations

	D	H	E	O	NE	100 E/H	100 O/H
ID 706	30,2	16,2	7,7	3,6	45	45,7	22,2
ID 10507	35	18,3	9,2	5,1	38	50,3	27,9

Diagnose : d'après Thieuloy et Bulot, 1992, modifiée ; espèce à coquilles discoïdes, angusti-ombiliquées, de taille moyenne et dont la loge d'habitation au stade adulte occupe les deux-tiers du dernier tour. Section des tours plus haute que large et élancée. Flancs plats à faiblement convexes, reliés à une région ventrale arrondie. Ombrilic petit, entouré d'une paroi péri-ombilicale sub-abrupte, peu inclinée par rapport à la direction verticale au plan sagittal. Côtes internes occupant environ les tiers interne et médian des flancs ; au stade cloisonné et costulé, elles sont espacées, mousses et irrégulières, faiblement proverses sur la moitié interne des flancs et s'incurvent faiblement en arrière après la mi-flanc. Elles deviennent parfois plus

vigoureuses et se prolongent jusqu'au ventre au stade adulte tardif [Thieuloy et Bulot, 1992, Pl. 3, fig. 11]. Côtes externes issues ou non des côtes internes, courtes, pouvant descendre jusqu'au milieu des flancs, faiblement concaves vers l'avant et de direction nettement proverse ; elles sont plus fines et mieux exprimées que les côtes internes et passent sur le ventre en devenant plus proverses et en s'atténuant ou s'arrêtant le plus souvent sur la ligne siphonale. De part et d'autre de la ligne siphonale, comme sur l'holotype, elles peuvent parfois alterner.

Ligne de suture découpée à lobe latéral trifide.

Description : holotype n° ID 706 ; spécimen pyriteux fragilisé par une oxydation importante, en particulier sur l'avant dernier demi-tour, et dont la manipulation est délicate. Section transversale plus haute que large, élancée, à ventre étroit et arrondi. Le maximum d'épaisseur est situé vers le sommet du quart inférieur des flancs. Côtes internes de direction faiblement proverse, plus ou moins espacées, longues et mousses, fines à larges, irrégulières, plus ou moins fasciculées à leur extrémité la plus externe et apparaissant sur le coude délimitant la partie supérieure de la paroi péri-ombilicale.

Les côtes externes fines, plus proverses que les côtes internes descendent jusqu'à la mi-flanc chez le jeune et jusqu'à la base du quart externe des flancs sur la partie la plus agée observable. Quelques côtes externes passent sur le ventre et quelques unes alternent avec celles du flanc opposé.

La paroi péri-ombilicale est faiblement inclinée vers le centre de l'ombilic, par rapport à la verticale du plan sagittal.

L'ombilic est étroit et ne laisse voir que l'extrême base des tours précédents, seulement visibles dans leur partie la plus haute, juste au-dessus du coude marquant la limite supérieure de la paroi péri-ombilicale. Ce coude est de plus en plus aigu avec l'âge.

La ligne de suture est très découpée ; on peut y observer un lobe latéral trifide à branches étroites et profondes.

Affinités et différences : *Subsaynella sayni* (PAQUIER, 1900) diffère de *Subsaynella begudensis* THIEULOY & BULOT, 1992 par une taille moyenne adulte plus grande, par ses côtes internes plus nombreuses et moins flexueuses, souvent mieux différenciées. Elle en diffère aussi par des côtes externes distribuées et exprimées plus régulièrement, ainsi que par un ombilic légèrement plus large et une paroi péri-ombilicale moins abrupte.

Subsaynella sayni (PAQUIER, 1900) diffère de *Subsaynella mimica* THIEULOY & BULOT, 1992 par ses côtes primaires et internes moins longues, plus espacées, moins fréquentes, par ses côtes externes plus irrégulières, plus longues, moins droites, plus fines et souvent moins espacées ; elle en diffère aussi par un ventre légèrement moins convexe et plus large à

diamètre égal, ainsi que par un ombilic plus large, entouré d'une paroi péri-ombilicale moins abrupte.

Subsaynella sayni (PAQUIER, 1900) diffère de *Subsaynella subcarinata* sp. nov. par une taille moyenne adulte plus grande, par ses côtes internes plus nombreuses, moins flexueuses et mieux différenciées. Elle en diffère aussi par des côtes externes distribuées et exprimées plus irrégulièrement, par un ventre arrondi et plus large, ainsi que par un ombilic légèrement plus large et une paroi péri-ombilicale moins abrupte. La ligne siphonale proéminente, sub-anguleuse à anguleuse de *Subsaynella subcarinata* sp. nov., n'existe pas chez *Subsaynella sayni* (PAQUIER, 1900).

Origine et devenir : *Subsaynella sayni* (PAQUIER, 1900) est issue des *Saynella* de la Zone à *Lyticoceras nodosoplicatum*, très probablement de *Saynella clypeiformis* (D'ORBIGNY, 1841). Espèce la plus ancienne du genre *Subsaynella* SPATH, 1923, elle est l'espèce mère de *Subsaynella begudensis* THIEULOUY & BULOT, 1992 et celle de *Subsaynella mimica* THIEULOUY & BULOT, 1992. Des formes intermédiaires entre *Subsaynella sayni* (PAQUIER, 1900) et *Subsaynella mimica* THIEULOUY & BULOT, 1992 ont été récoltées dans la partie terminale de l'épibole de l'espèce mère, dans la partie inférieure de la Zone à *Subsaynella sayni*.

SUBSAYNELLA begudensis THIEULOUY & BULOT, 1992

Pl. 3, fig.1-4 ; Pl. 4, fig. 5 ; Pl. 10, fig. 4

Synonymie

1992 – *Subsaynella begudensis* n. sp. ; Thieuloy et Bulot, p. 93, 94, Pl. 4, fig. 13-15.

? 1992 – *Subsaynella begudensis* n. sp. ; Thieuloy et Bulot, p. 93, 94, Pl. 4, fig. 16.

1993 – *Subsaynella sayni* (PAQUIER) ; Autran, Pl. 12, fig. 6.

1999 – *Subsaynella begudensis* THIEULOUY & BULOT, 1992 ; Vermeulen, Clément et Autran, Pl. 1, fig. 2, 3.

Holotype : le spécimen n° ID 10521, banc AA 102 a, La Bégude, Alpes de Haute-Provence, désigné comme type, et figuré en 1992 par J. P. Thieuloy et L. Bulot, Pl. 4, fig. 13, est conservé dans les collections de l'Institut Dolomieu à Grenoble.

Paratypes : le spécimen n° 23722 désigné par Thieuloy et Bulot [1992], collection Autran, banc 28, coupe du Ravin de Mal Bouisset près Peyroules, Alpes de Haute-Provence, figuré par G. Autran, Pl. 12, fig. 6. Les spécimens n° ID 10522 et ID 10523, banc AA 102 a, La Bégude, Alpes de Haute-Provence, désignés comme paratypes et figurés en 1992 par J. P. Thieuloy et L. Bulot, Pl. 4, fig. 14 et 15, conservés dans les collections de l'Institut Dolomieu à Grenoble.

Dénomination : du nom de la bastide ruinée, La Bégude, synclinal de Châteauneuf-les-Moustiers près La Palud-sur-Verdon, Alpes de Haute-Provence [Thieuloy et Bulot, 1992].

Localité type : la Bégude près La Palud-sur-Verdon, Alpes de Haute-Provence.

Strate type : banc AA 102a, partie sommitale de la Zone à *Subsaynella sayni* [Thieuloy et Bulot, 1992].

Répartition stratigraphique : *Subsaynella begudensis* THIEULOUY & BULOT, 1992 apparaît et se développe dans la partie supérieure de la Zone à *Subsaynella sayni* ; elle disparaît à la base de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*. Sa SHMA vient d'être proposée comme horizon repère [Vermeulen *et al.*, 1999].

Matériel étudié : l'holotype n° ID 10521, La Bégude près La Palud-sur-Verdon, Alpes de Haute-Provence ; le spécimen n° 23721 et le paratype n° 23722, collection G. Autran, banc n° 28, coupe du ravin de Malbouisset près Peyroules, Alpes de Haute-Provence ; les spécimens n° 414818 à 414820, 414822 à 414825, 414835, 414856 à 414858, 414862, 414866, 414867, 414871, 414882, 414885, 414888, 414892 à 414895, 414897 à 414904, 414907 et 414909, collection Vermeulen, banc n° 33/049, coupe n° 049, entre le ravin de Clausson et le Collet des Boules près Peyroules, Alpes de Haute-Provence ; les spécimens n° 414805, 414806, 414849, 414852 et 414853, banc n° 127/0413, coupe n° 0413, le Collet des Boules près Peyroules ; le spécimen n° 414738, banc n° 144/0410, coupe n° 0410, les Ribas près Demandolx ; les spécimens affines n° 414830, banc n° 37/049 et 414923, banc n° 33/049, coupe n° 049.

Mensurations:

N°	D	H	E	0	100 E/H	100 O/H
ID 10521	44	23,3	9,8	4,6	42,1	19,7
23721	46,5	24,7	11,4	5,3	46,1	21,5
23722	36,5	19,2	10,2	3,7	53,1	19,3
414818	23	11,6	6,4	2,8	55,2	24,1
414820	34	18,6	8,1	3,9	43,5	21
414858	28,2	14,7	7,2	3,8	49	25,8
414867	21	11,4	5,4	/	47,4	/
414882	39,1	20,8	9,2	4,2	44,2	20,2
414885	28	14,6	6,5	3,1	44,5	21,2
414897	47,3	24,9	11,3	5,2	45,4	20,9
414898	38,8	20,7	9,6	4,2	46,4	20,3
414900	41,1	22,8	9,1	4,3	39,9	18,9
414901	38,3	20,7	7,5	4	36,2	19,3
414902	40,6	21,4	8,5	4	39,7	18,7
414909	39,3	21,6	8,2	3,7	38	17,1
414849	21,2	11,2	5,7	2,1	50,9	18,7
414852	26,5	14,1	5,8	3	41,1	21,3

D : diamètre ; H : hauteur de tour au diamètre mesuré ; E : largeur de l'ouverture au diamètre mesuré ; O : diamètre de l'ombilic au diamètre mesuré ; 100 E/H : rapport en pourcentage de la largeur de l'ouverture sur la hauteur de tour correspondante ; 100 O/H : rapport en pourcentage du diamètre de l'ombilic sur la hauteur de tour correspondante.

Diagnose : espèce à coquille involute, discoïde, à ventre arrondi dont le diamètre, dans les gisements étudiés, ne dépasse que très rarement 50 mm.

Section plus haute que large à ventre convexe, même aux stades les plus jeunes observés. Flancs hauts à concavité faible. La costulation très peu vigoureuse est constituée de côtes fines, internes et externes dont l'agencement présente une très grande variabilité. Costulation adulte très flexueuse, falciforme, naissant à des hauteurs variables vers la base des flancs et bien exprimée à partir de la base du tiers médian des flancs. Sur le ventre, les côtes sont effacées, ou légèrement atténuées, ou bien exprimées et souvent de vigueur irrégulière. Les côtes franchissant le ventre décrivent un sinus fortement convexe vers l'avant.

Paroi péri-ombilicale verticale à inclinée, se raccordant au reste des flancs par un coude arrondi à sub-anguleux. Ombrilic étroit dont le diamètre est d'environ 20% de la hauteur du tour.

Description : paratype n° 23722 ; coquille involute à section plus haute que large, dont la partie la plus jeune observable, à partir d'environ 12 mm de hauteur de tour, ne permet pas, vu sa conservation, une description précise.

De 14,3 mm à 15 mm de hauteur de tour, les flancs sont ornés de côtes internes fines, peu distinguables, qui rejoignent des côtes externes courtes, espacées, concaves vers l'avant et de direction proverse. Ces côtes externes ne se correspondent pas de part et d'autre de la région siphonale, à l'exception de celles qui, atténuées, la traversent. Le ventre est arrondi. La paroi péri-ombilicale verticale se raccorde avec le reste des flancs par un coude sub-anguleux.

Au-delà de 15 mm de hauteur de tour, et jusqu'à l'ouverture, les côtes externes juvéniles disparaissent. Les côtes fines naissant à la base des flancs ont une direction légèrement proverse ; elles augmentent légèrement de vigueur et de largeur jusque vers le milieu des flancs où, à un point d'inflexion, elles se dichotomisent parfois en côtes encore plus fines qui prennent une direction moins proverse. Sur la moitié externe des flancs, elles sont régulièrement concaves vers l'avant ; leur direction proverse s'accroît donc progressivement jusqu'à la région latéro-ventrale. Sur le ventre, non conservé sur les derniers 23 mm, le relief des côtes est très atténué. Elles y décrivent un sinus très fortement proverse. Juste avant le péristome, conservé sur le flanc droit, les côtes se renforcent dans la partie médiane des flancs.

La ligne de suture n'est pas observable.

Description sommaire de l'holotype n° ID10521 : coquille involute à ombilic peu ouvert ; section transversale des tours plus haute que large à région ventrale arrondie. Les côtes sont peu marquées, fines, flexueuses, d'espacement variable et plus ou moins fasciculées. Sur le ventre elles sont en vis-à-vis avec les côtes du flanc opposé ; quelques-unes traversent le ventre. L'ombilic est petit et la paroi péri-ombilicale est abrupte à légèrement rentrante.

Variabilité intraspécifique : le stade jeune, sur la partie interne des flancs, peut être lisse ou orné de côtes internes fines et espacées qui se prolongent jusqu'au ventre qu'elles traversent parfois. Les côtes externes, fortement proverses dans la région latéro-externe, fines, apparemment communes aux quatre espèces du genre *Subsainella* SPATH, 1923, sont plus ou moins longues et plus ou moins espacées, de vigueur irrégulière et se prolongent parfois de façon peu distincte dans la partie interne ; certaines, à peine plus vigoureuses que les autres, correspondent parfois à des côtes internes flexueuses et très discrètes. Certaines côtes externes peuvent aussi passer sur le ventre en formant un sinus convexe vers l'avant ; elles disparaissent parfois à des hauteurs de tours très variables. Sur le paratype n° 23722 (Coll. G. Autran) elles disparaissent vers 15 mm de hauteur de tour, sur le spécimen n° 414820 elles disparaissent vers 10,5 mm de hauteur de tour et sur le spécimen n° 23721 elles perdurent jusqu'à l'ouverture, jusqu'à environ 25 mm de hauteur de tour. Sur de nombreux spécimens, elles ne sont que peu ou pas exprimées.

Les flancs, au stade adulte, sont ornés de côtes plus ou moins fines, flexueuses, plus ou moins longues, dont l'arrangement montre une extrême variabilité. Ces côtes ont une direction générale proverse qui, dans la région latéro-externe, s'accroît ; elles traversent très souvent le ventre, plus ou moins atténuées, en décrivant un sinus très fortement convexe vers l'avant. Certaines d'entre elles, assez rares, se surélèvent sur la région siphonale. Les côtes fines peuvent se grouper en faisceaux à des hauteurs variables sur les flancs, ou être remplacées par des côtes plus larges et mousses, de peu de relief. Certains spécimens possèdent en plus des côtes externes fines et courtes qui s'intercalent entre les côtes précédemment décrites. Ces côtes externes courtes, qui rappellent celles du stade jeune, n'apparaissent dans la quasi-totalité des spécimens qu'après la disparition de leurs homologues juvéniles.

Le ventre, toujours convexe, est de largeur peu variable. Cette variabilité est très difficile à apprécier car les spécimens sont souvent plus ou moins comprimés *post-mortem*.

La paroi péri-ombilicale perpendiculaire au plan sagittal, ou légèrement inclinée par rapport à cette direction perpendiculaire, ou légèrement rentrante, tend à s'incliner un peu plus au stade adulte.

Remarque : la faible concavité de la base des flancs, observée par Thieuloy et Bulot [1992, p. 94] n'a été

observée que sur des spécimens dont les tours les plus jeunes sont très fortement comprimés *post-mortem* et souvent limonitisés. Sur des ammonites à section élancée et à flancs très hauts, un affaissement de la partie interne des flancs, correspondant à la compression *post-mortem* des tours internes, est assez fréquent. Ce caractère morphologique artificiel, dû à la compression des coquilles lors de la fossilisation, ne peut donc être utilisé en systématique.

Affinités et différences : *Subsaynella begudensis* THIEULY & BULOT, 1992 diffère de *Subsaynella sayni* (PAQUIER, 1900), *sensu* Thieuloy et Bulot [1992], par sa taille adulte plus petite, par des côtes externes moins longues au stade jeune, par l'absence de côtes principales nettement différenciées au stade adulte, par un ombilic plus petit, à hauteur de tour identique, et par une paroi péri-ombilicale souvent plus abrupte.

Subsaynella begudensis THIEULY & BULOT, 1992 diffère de *Subsaynella mimica* THIEULY & BULOT, 1992 par une section moins élancée, par un ventre plus large et plus régulièrement convexe et par des flancs plus convexes, notamment chez le jeune ; elle en diffère aussi, au stade juvénile, par des côtes externes parfois plus fines et plus serrées, ou non exprimées, et par des côtes internes absentes ou plus irrégulières, plus espacées et moins distinctes ; elle en diffère, au stade adulte, par la très grande variabilité de sa costulation et surtout par ses côtes longues falciformes, très différentes de celles, moins flexueuses et espacées, de *Subsaynella mimica* THIEULY & BULOT, 1992.

Subsaynella begudensis THIEULY & BULOT, 1992 diffère essentiellement de *Subsaynella subcarinata* sp. nov. par son ventre plus large, arrondi, non subcaréné et peu ou pas traversé par les côtes externes.

Origine et devenir : *Subsaynella begudensis* THIEULY & BULOT, 1992 est issue de *Subsaynella sayni* (PAQUIER, 1900) ; elle est probablement l'espèce mère de *Subsaynella subcarinata* sp. nov.

Aire de distribution : cette espèce n'est actuellement connue que dans le Sud-Est de la France.

SUBSAYNELLA mimica THIEULY & BULOT, 1992

Pl. 3, fig. 5, 6 ; Pl. 4, fig. 4, 6

Synonymie

- ? 1967 – *Subsaynella sayni* (PAQUIER.) ; Dimitrova, Pl. LXXI, fig. 3.
- ? 1970 – *Subsaynella sayni* PAQUIER ; Busnardo, p. 89, fig. 3a, 3b, 4.
- 1992 – *Subsaynella mimica* n. sp. ; Thieuloy et Bulot, p. 92, 93, Pl. 4, fig. 1-5, 8-10.
- ? 1992 – *Subsaynella mimica* n. sp. ; Thieuloy et Bulot, p. 92, 93, Pl. 4, fig. 7.

non 1992 – *Subsaynella mimica* n. sp. ; Thieuloy et Bulot, p. 92, 93, Pl. 4, fig. 6.

Holotype : spécimen n° ID 10511, collection J. P. Thieuloy, récolté à Salérans, Serre des Ormes (Hautes-Alpes), désigné et figuré Pl. 4, fig. 1 en 1992 par J. P. Thieuloy et L. Bulot.

Paratype : spécimen désigné et figuré [Thieuloy et Bulot, 1992] n° ID 10512, Pl. 4, fig. 4, de Saillans (Drôme).

Dénomination : du latin *mimicus*, digne d'un mime, simulé ; Thieuloy et Bulot [1992] ont ainsi dénommé cette espèce pour sa ressemblance avec *Subsaynella sayni* (PAQUIER, 1900).

Localité type : Serre des Ormes, Salérans, Hautes-Alpes [Thieuloy et Bulot, 1992].

Strate type : la strate type n'a pas été désignée précisément par Thieuloy et Bulot [1992] ; ces auteurs ont seulement indiqué que cette strate se trouve dans la partie basale de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*, ce qui, de par les caractères morphologiques de l'holotype, reste à confirmer.

Répartition stratigraphique : cette espèce apparaît dans la partie inférieure de la Zone à *Subsaynella sayni*, et se développe en particulier, dans la SHMA de *Subsaynella begudensis* et dans la partie basale de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus* ; elle disparaît vers le milieu de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*.

Matériel étudié : l'holotype, n° ID 10511, de Salérans, Serre des Ormes (Hautes-Alpes) ; les spécimens n° 414812, 414814, 414837, 414841, 414854, 414860, 414861, 414864, 414869, 414872, 414880, 414883, 414887 et les spécimens affines n° 414832, 414833 et 414873 du banc n° 33/049, Horizon à *Subsaynella begudensis*, le spécimen n° 414896, banc n° 38/049, coupe n° 049, entre le Collet des Boules et le ravin de Clausson près Peyroules, Alpes de Haute-Provence ; les spécimens n° 414336, 414729, 414847, 414848 et 414868, du banc n° 127/0413, Horizon à *Subsaynella begudensis*, coupe n° 0413, le Collet des Boules près Peyroules, Alpes de Haute-Provence ; le spécimen n° 414318, banc n° 113/0410, le spécimen n° 414821, banc n° 143/410, les spécimens n° 414928 et 414990, banc n° 147/0410, les spécimens n° 414314 et 414315, banc n° 148/0410, le spécimen n° 414991, banc n° 157/0410, coupe n° 0410, Les Ribas près Demandolx, Alpes de Haute-Provence.

Diagnose : Thieuloy et Bulot [1992], modifiée ; espèce à coquille involute, discoïde à section transversale des tours beaucoup plus haute que large et dont le maximum de largeur se situe dans le tiers inférieur de la hauteur. Les flancs sont faiblement convexes. L'ornementation est constituée de côtes internes de largeur très variable, droites et mousses, exprimées ou non à des stades

ontogéniques divers et de côtes externes très courtes, régulières, plus ou moins espacées et plus ou moins fortes selon les spécimens ; ces côtes externes ont une direction nettement proverse et elles s'interrompent généralement sur les bords du ventre. Quelques côtes peuvent cependant traverser le ventre aux stades adultes. Le ventre est très étroit et convexe ; il est lisse longitudinalement. L'ombilic est très petit et la paroi péri-ombilicale, abrupte, se raccorde au reste des flancs par un coude sub-anguleux.

La ligne de suture, pour autant que l'on puisse en juger sur les spécimens étudiés, est finement découpée et le lobe latéral occupe environ, dans sa largeur, un quart de la hauteur du tour de spire.

Mensurations :

N°	D	H	E	0	100 E/H	100 O/H
Holotype	19	11,4	5,4	2,3	47,4	20,2
414729	36,2	21	8,3	2,5*	39,5	11,9*
414847	23	12,8	4,4	/	34,4	/
414848	30,9	15,8	7	4,3	44,3	27,2
414883	30	15,5	5,2	3,2	33,5	20,6
414861	24,7	13,2	5,4	3*	40,9	22,7

* : valeur approximative

Remarque : le spécimen n° 414883 est très aplati post-mortem.

Description : holotype n° ID 10511 ; spécimen pyriteux assez mal conservé et dont le flanc gauche est encroûté. La section transversale est élancée, et les flancs sont faiblement convexes.

Sur la partie la plus jeune observable et jusqu'au dernier quart de tour, les côtes internes sont fines, droites, espacées et de direction radiale à faiblement proverse ; elles se dirigent vers la périphérie, jusqu'à la base du quart externe des flancs où elles sont relayées par les côtes externes. Les côtes externes sont fines, serrées, faiblement concaves vers l'avant et de direction proverse.

Sur le dernier quart de tour, les côtes, larges, plates, mousses et légèrement flexueuses, naissent sur la moitié interne des flancs et atteignent le bord du ventre ; elles sont ici très serrées. À ce stade, l'étude de l'ornementation ventrale est quasi-impossible de par l'état du spécimen.

Le ventre est régulièrement convexe et plus étroit, à hauteur de tour égale, que celui de *Subsajnella sayni* (PAQUIER, 1900).

L'ombilic est petit et il ne laisse voir que l'extrême base des tours précédents.

La paroi péri-ombilicale est faiblement inclinée par rapport à la verticale au plan sagittal, mais moins cependant que celle de *Subsajnella sayni* (PAQUIER, 1900).

Variabilité intraspécifique : la variabilité intraspécifique de *Subsajnella mimica* THIEULOUY & BULOT, 1992 n'est pas connue dans sa totalité. Le stade à côtes larges et mousses est plus ou moins long selon les spécimens et assez souvent absent. Les côtes internes sont toujours peu vigoureuses, très souvent droites, plus ou moins longues, plus ou moins mousses, plus ou moins proverses et souvent absentes ou fantômatiques. Les côtes externes sont toujours très courtes, fines, proverses, et régulièrement distribuées et leur espacement s'accroît progressivement et faiblement au cours du développement ontogénique ; leur variabilité s'exprime, sur des individus différents, par leur vigueur plus ou moins forte et par leur espacement plus ou moins important.

Affinités et différences : *Subsajnella mimica* THIEULOUY & BULOT, 1992 diffère de *Subsajnella sayni* (PAQUIER, 1900) par sa section transversale plus élancée, par ses côtes internes très variables, étroites, droites et mousses, ou parfois très larges et faiblement flexueuses, par ses côtes externes courtes et régulières, par son ventre plus étroit, par son ombilic moins ouvert et par sa paroi péri-ombilicale plus abrupte.

Elle diffère de *Subsajnella subcarinata* sp. nov. par ses côtes internes plus vigoureuses, par son ventre régulièrement convexe, par ses côtes externes qui s'interrompent sur le bord ventral et par son ombilic moins ouvert.

Subsajnella mimica THIEULOUY & BULOT, 1992 diffère de *Subsajnella begudensis* THIEULOUY & BULOT, 1992 par sa section transversale des tours plus étroite, par son ventre plus étroit et par la régularité de la distribution et la brièveté de ses côtes externes.

Origine et devenir : *Subsajnella mimica* THIEULOUY & BULOT, 1992 est issue d'une population quantitativement peu importante, existant dans la partie inférieure de la Zone à *Subsajnella sayni* et issue de l'espèce-index zonale. Il n'y a pas d'espèce fille connue avec certitude. Elle est cependant l'une des souches possibles des espèces primitives du genre *Discoideilia* VERMEULEN, 1995. Elle est l'espèce ultime du genre *Subsajnella* SPATH, 1923.

Aire de distribution : *Subsajnella mimica* THIEULOUY & BULOT, 1992 a été récoltée en Bulgarie, en Algérie et dans le Sud-Est de la France.

SUBSAYNELLA subcarinata sp. nov.

Pl. 3, fig. 7, 8 ; Pl. 4, fig. 2, 3, 7, 8

Holotype : spécimen n° 414884, de notre collection, récolté dans le banc n° 33/049, entre le ravin de Clausson et le Collet des Boules près Peyroules.

Dénomination : pour son ventre subcaréné.

Localité type : affleurement continu, du ravin de Clausson au Collet des Boules près Peyroules, Alpes de Haute-Provence.

Strate type : banc n° 33/049 et par corrélation, le banc n° 127/0413.

Répartition stratigraphique : *Subsacynella subcarinata* sp. nov. a été récoltée de la SHMA de *Subsacynella begudensis* à la SHA de *Plesiospitidiscus ligatus*.

Matériel étudié : les spécimens n° 414304 à 414312, 414813, 414817, 414826 à 414829, 414859, 414870, 414876, 414881, 414884, 414891, 414906, 414908, 414916 du banc n° 33/049, coupe n° 049, entre le Collet des Boules et le ravin de Clausson près Peyroules, Alpes de Haute-Provence ; les spécimens n° 414910 et 414915, banc 127/0413, le Collet des Boules près Peyroules, Alpes de Haute-Provence ; les spécimens n° 414843, banc n° 143/0410, 414846, banc n° 144/0410, 414739, banc n° 147 b/0410, coupe n° 0410, Les Ribas près Demandolx, Alpes de Haute-Provence. Les spécimens affines n° 414863 et 414905, du banc n° 33/049, coupe n° 049 ; le spécimen affine n° 414918, banc 127/0413, coupe n° 0413 et le spécimen affine n° 414740, banc n° 143/0410, coupe n° 0410.

Mensurations

N°	D	H	E	O	100 E/H	100 O/H
414884	35	19	7,3	3,5*	38,4	18,4

Diagnose : espèce à coquille involute, discoïde à section transversale des tours beaucoup plus haute que large et dont le maximum de largeur se situe dans la moitié supérieure de la hauteur des tours. Les flancs sont faiblement convexes. L'ornementation est constituée de côtes internes, exprimées ou non, flexueuses et mousses qui, en se prolongeant, peuvent parfois atteindre la ligne siphonale. Les côtes externes sont plus ou moins courtes, plus ou moins espacées et plus ou moins fortes selon les spécimens ; ces côtes externes ont une direction nettement proverse et elles atteignent très fréquemment la ligne siphonale et la traversent régulièrement aux stades adultes. Quelques individus présentent de petits renflements de ces côtes sur la ligne siphonale. Le ventre est assez large et la ligne siphonale est plus ou moins proéminente, ce qui confère aux représentants de cette espèce un aspect subcaréné. L'ombilic est petit. La paroi peri-ombilicale est faiblement inclinée vers le centre de l'ombilic ; elle se raccorde au reste des flancs par un coude bien marqué.

La ligne de suture est semblable à celle des autres espèces congénériques

Description : holotype n° 414884 ; spécimen involute, légèrement aplati *post-mortem*, à ombilic peu ouvert et à section transversale des tours ogivale, plus haute que large, observable à partir d'une hauteur de tour de 10,2

mm environ. La partie la plus comprimée, jusqu'à une hauteur de tour de 10,6 mm, a des flancs faiblement convexes et l'ornementation de la moitié interne des flancs, probablement très discrète initialement, n'est pas décelable ; la costulation n'est vraiment visible que sur le tiers externe des flancs où elle s'exprime par des côtes très fines et serrées, proverses et faiblement concaves vers l'avant. Ces côtes atteignent la région siphonale et certaines semblent la traverser.

De 10,6 mm à 14,7 mm de hauteur de tour, la compression moins accusée de la coquille a pour résultante un net accroissement de la largeur relative des tours. À ce stade, la costulation devient relativement plus vigoureuse et les trois-quarts les plus internes des flancs sont ornés de côtes « subfantômatiques », mousses, très irrégulières dans leur largeur et leur relief. Le quart externe des flancs est orné de côtes externes fines, proverses, très faiblement concaves vers l'avant, dont les espacements, les longueurs et les vigueurs varient très faiblement. Parfois, ces côtes externes, de part et d'autre de la ligne siphonale, ne sont pas toujours en vis-à-vis ; la plupart atteignent la région siphonale et certaines la traversent très fortement atténuées.

De 14,7 mm à 17 mm de hauteur de tour, la costulation s'atténue fortement ; les côtes internes, fines, mousses, espacées et flexueuses, ont des longueurs variables et certaines s'expriment sur toute la hauteur des flancs et sur le ventre. Les côtes externes, sont très fines, à peine visibles à la loupe et semblent être distribuées irrégulièrement ; elles franchissent la région siphonale en décrivant un sinus proverse sub-anguleux.

À partir de 17 mm de hauteur de tour, et jusqu'à l'ouverture, les côtes naissent vers la mi-flanc ; elles ont tout d'abord une direction subradiale qui devient ensuite de plus en plus proverse au fur et à mesure qu'elles s'approchent de la région siphonale qu'elles traversent, le plus souvent en s'élargissant et en devenant plus vigoureuses. Ces renforcements siphonaux des côtes donnent un profil faiblement crénelé, visible sur les figures 7 et 8 de la planche 4.

À tous les stades, le ventre est très étroit et de section transversale sub-ogivale. L'ombilic est peu ouvert et la paroi péri-ombilicale, abrupte à faiblement inclinée vers le centre de l'ombilic, se raccorde au reste des flancs par un coude sub-anguleux.

La ligne de suture n'est pas assez visible pour être valablement étudiée.

Variabilité intraspécifique : bien que peu ornés, les individus de cette espèce montrent une grande variabilité de la costulation ; les côtes internes, souvent absentes, sont généralement fines et flexueuses, mais elles peuvent être droites et mousses. Les côtes externes, souvent fines et concaves vers l'avant, peuvent varier dans leurs longueur et leur incurvation ; elles peuvent également être fantômatiques, voire absentes, au même stade ontogénique chez des individus différents. Il peut exister des côtes primaires naissant à la base des flancs

et traversant le ventre. La traversée du ventre par les côtes externes est souvent irrégulière mais fréquente. La région siphonale peut être plus ou moins anguleuse mais la section transversale du ventre est toujours sub-ogivale à ogivale.

Affinités et différences : *Subsajnella subcarinata* sp. nov. diffère de *Subsajnella mimica* THIEULOUY & BULOT, 1992 par sa section transversale moins élancée, par ses flancs plus convexes, par son ventre plus large de section transversale ogivale à sub-ogivale, par sa ligne siphonale plus proéminente et par ses côtes externes qui fréquemment atteignent la ligne siphonale et la traversent. Elle en diffère aussi par son ombilic plus ouvert et par sa paroi péri-ombilicale moins abrupte.

Subsajnella subcarinata sp. nov. diffère de *Subsajnella begudensis* THIEULOUY & BULOT, 1992 par sa section transversale plus élancée et par son ventre plus étroit, de section transversale ogivale à sub-ogivale, par sa ligne siphonale plus proéminente. Elle en diffère aussi par ses côtes externes régulièrement exprimées au stade adulte et qui atteignent souvent la ligne siphonale et la traversent. Elle en diffère aussi par sa paroi péri-ombilicale moins abrupte.

Origine et devenir : *Subsajnella begudensis* THIEULOUY & BULOT, 1992 ou *Subsajnella mimica* THIEULOUY & BULOT, 1992 sont des ancêtres possibles de *Subsajnella subcarinata* sp. nov. ; le devenir de *Subsajnella subcarinata* sp. nov. est inconnu.

Aire de distribution: *Subsajnella subcarinata* sp. nov. n'est connue que dans le Sud-Est de la France.

1.2 Genre *THIEULOCERAS* BRESKOVSKI, 1980

Générotype : l'espèce-type du genre est *Thieuloceras densecostatus* BRESKOVSKI, 1980.

Dénomination : genre dédié à Jean-Pierre Thieulouy de l'Institut Dolomieu, Université de Grenoble.

Diagnose : le genre *Thieuloceras* BRESKOVSKI, 1980 regroupe les espèces fortement costulées, apparentées aux *Subsajnella* SPATH, 1923. Les coquilles sont plus ou moins discoïdes, à section sub-elliptique. La costulation est constituée de côtes internes larges et vigoureuses, radiales, droites ou convexes vers l'avant qui naissent à la base des flancs, deviennent très vigoureuses vers le milieu des flancs et se dichotomisent ensuite en deux ou trois côtes secondaires externes moins vigoureuses, proverses et concaves vers l'avant. Il y a souvent des côtes externes intercalaires. Le ventre est plus ou moins large et arrondi. La région siphonale peut être lisse ou traversée par les côtes.

Contenu spécifique : dans ce genre sont classées les espèces *Thieuloceras densecostatus* BRESKOVSKI, 1980 et *Thieuloceras autrani* VERMEULEN, 1998.

Origine et devenir : le genre *Thieuloceras* BRESKOVSKI, 1980 est issu du genre *Subsajnella* SPATH, 1923 ; il n'a pas de descendance connue.

Répartition stratigraphique : S. Breskovski positionne *Thieuloceras densecostatus* BRESKOVSKI, 1980 dans la Zone à *Subsajnella sayni* ; nous avons récolté *Thieuloceras autrani* VERMEULEN, 1998 dans la partie sommitale de la zone, dans l'Horizon à *Subsajnella begudensis* et un spécimen affine à *Thieuloceras densecostatus* BRESKOVSKI, 1980 dans la partie inférieure de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*.

Affinités et différences : le genre *Thieuloceras* BRESKOVSKI, 1980 diffère du genre *Subsajnella* SPATH, 1923 par une section transversale des tours de spire moins élancée et relativement plus large, des côtes internes et externes bien plus vigoureuses, une paroi péri-ombilicale moins haute, un ombilic plus ouvert et probablement une taille adulte plus petite. La parenté directe existant entre ces deux genres explique les dispositions côtes internes-côtes externes similaires.

Le genre *Thieuloceras* BRESKOVSKI, 1980 diffère du genre *Discoidellia* VERMEULEN, 1995 par une section transversale des tours de spire moins élancée, des côtes internes plus incurvées ou flexueuses, ne portant pas de tubercules latéraux ; il en diffère aussi par des côtes externes atuberculées, souvent plus étroites, plus incurvées, franchissant parfois la région siphonale et par un ombilic généralement plus ouvert. Les espèces du genre *Thieuloceras* BRESKOVSKI ne possèdent pas les tubercules siphonaux, si communs chez les espèces du genre *Discoidellia* VERMEULEN, 1995. Les espèces de ces deux genres, phylogénétiquement voisins, présentent aussi des arrangements costaux côtes internes-côtes externes parfois assez proches.

THIEULOCERAS autrani VERMEULEN, 1998

Pl. 5, fig. 1-5

Synonymie

? 1980 – *Thieuloceras densecostatus* sp. n. ; Breskovski, p. 246, fig. 2.

1998 – *Thieuloceras autrani* nov. sp. ; Vermeulen, p. 79, 80, Pl. 1, fig. 1, 2.

1999 – *Thieuloceras autrani* VERMEULEN, 1998 ; Vermeulen, Pl. 1, fig. 1.

Holotype : l'holotype est le spécimen n° 414831 de notre collection ; il a été récolté dans le banc 33/049, coupe n° 049 entre le ravin de Clausson et le Collet des Boules près Peyroules, Alpes de Haute-Provence.

Paratypes : Spécimens n° 414838 et 414839, banc 33/049, coupe n° 049 entre le ravin de Clausson et le Collet des Boules près Peyroules, Alpes de Haute-Provence, collection Vermeulen.

Dénomination : espèce dédiée à Gérard Autran de Saint Etienne de Tinée, Alpes-Maritimes.

Localité type : coupe n° 049, entre le ravin de Clausson et le Collet des Boules près Peyroules, Alpes de Haute-Provence.

Localité hypotypique : coupe du ravin de Mal Bouisset près Peyroules [Autran 1993]. Cette coupe est distante d'environ 2 km de la coupe n° 049.

Strate type : nous avons récolté l'holotype dans le banc n° 33/049 de la coupe n° 049. Nous désignons ce banc comme strate type.

Position stratigraphique : *Thieuloyceras autrani* VERMEULEN, 1998 a été récolté dans la SHMA de *Subsacynella begudensis* dans les gisements de la plate-forme ennoyée sud-vocontienne.

Matériel étudié : les spécimens n° 414831, 414838 et 414839, du banc n° 33/049, coupe n° 049 près Peyroules, Alpes de Haute-Provence ainsi que le spécimen n° 23532 du banc n° 28, Ravin de Mal Bouisset près Peyroules, Alpes de Haute-Provence.

Mensurations

N°	D	H	E	O	NI	NE	100 H/D	100 E/H
414831	25,3	12,8	6	3,2	11	27	50,6	46,9
414838	23,8	10,9	7env	2,8	9	29	45,8	64,2
414839	22,7	11,5	6,6	3	9	25	50,7	57,4
23532	24,2	12,6	5,6	3,3	10	29	52,1	44,4
414815	21,4	10,4	5,5	3,4	12	20	48,6	52,9

Diagnose : espèce représentée par des spécimens dont les coquilles ont un port involute avec un ombilic très faiblement ouvert. La costulation est constituée de deux types de côtes :

- vers le milieu des flancs, des côtes internes espacées, vigoureuses, parfois subtuberculiformes, qui ont une direction radiale à faiblement proverse ;
- dans la partie externe des flancs, des côtes fines régulières et proverses qui sont reliées, ou non, aux côtes internes ; ces côtes externes accentuent leur direction proverse sur le ventre et s'interrompent sur la région siphonale.

Le ventre est étroit et de section transversale arrondie ou ogivale.

Description : spécimen 414831, holotype ; spécimen observable sur un tour de spire à partir d'environ 6,5 mm de hauteur de tour. Le tiers le plus jeune du dernier tour qui correspond à la partie cloisonnée, est mal conservé. Seules des côtes externes, courtes, fines et proverses sont bien visibles. Ces côtes passent sur le ventre.

À partir d'une hauteur de tour de 9,6 mm les flancs sont convexes et le maximum d'épaisseur se situe vers

le milieu des flancs. Des côtes internes larges et mousses naissent au tiers interne des flancs et deviennent plus vigoureuses vers le milieu des flancs. Ces côtes internes sont très espacées et très larges. Les côtes externes sont plus fines, courtes, concaves vers l'avant et de direction proverse ; elles s'arrêtent un peu avant la ligne siphonale en devenant alors fortement proverses. Certaines côtes externes sont issues de la bifurcation des côtes internes et les autres, intercalaires, au nombre de une ou deux entre les précédentes, sont indépendantes. La limite entre le ventre et les flancs est indistincte. La région siphonale est aiguë, presque acuminée ; cet aspect est fortement accentué par l'aplatissement *post-mortem* du spécimen.

À partir d'une hauteur de tour de 11,2 mm, les côtes internes ne bifurquent pratiquement plus et vont jusqu'à proximité de la région siphonale, prenant ainsi un statut de côte principale. Près de l'ouverture elles franchissent, très atténuées, la région siphonale. Par rapport au stade ontogénique antérieur, ces côtes principales diminuent de largeur, se pincent, deviennent fortement proéminentes sur le milieu des flancs et elles deviennent également plus flexueuses. De direction nettement proverse sur le tiers interne des flancs, elles s'orientent sur le tiers médian selon une direction radiale ; sur le tiers externe des flancs elles s'incurvent vers l'avant et reprennent une direction fortement proverse aux abords de la région siphonale. Les côtes externes intercalaires, plus vigoureuses qu'au stade ontogénique précédent, se raréfient. Il n'y en a plus qu'une entre chaque côte principale et ces côtes externes, de même direction proverse que la partie externe des côtes principales, s'effacent en atteignant la région siphonale.

L'ombilic est très faiblement ouvert. La paroi péri-ombilicale est abrupte et se raccorde avec les flancs par un coude presque anguleux.

La ligne de suture n'est pas étudiable.

Variabilité intraspécifique : la variabilité intraspécifique se manifeste par des différences de bi- ou polyfurcation des côtes internes qui peuvent parfois persister plus longtemps que chez le spécimen n° 414831. Les morphotypes robustes semblent acquérir plus précocement les côtes principales ; leur nombre par demi-tour de spire ainsi que celui des côtes intercalaires y sont plus faibles.

Le spécimen affine n° 414840 possède des côtes internes plus fines et de disposition plus irrégulières que les spécimens typiques ; ses côtes externes sont également moins nombreuses.

Affinités et différences : *Thieuloyceras autrani* VERMEULEN, 1998 diffère de l'holotype de *Thieuloyceras denscostatum* BRESKOVSKI, 1980 par ses côtes internes et principales vigoureuses et espacées. Il en diffère aussi par des côtes externes et intercalaires plus rigides et plus courtes.

Le paratype de *Thieuloyceras densecostatum* BRESKOVSKI, 1980 se rapproche de notre nouvelle espèce par ses côtes internes bi- ou trifurquées. Ces côtes internes sont cependant plus larges et plus serrées que chez notre nouvelle espèce. Les côtes externes du paratype de *Thieuloyceras densecostatum* BRESKOVSKI, 1980 sont également plus longues. Compte tenu de l'état de conservation du paratype nous ne pouvons pas juger avec certitude de l'appartenance ou non du paratype de *Thieuloyceras densecostatum* BRESKOVSKI, 1980 à notre nouvelle espèce.

Sur le spécimen affine n° 414815, les côtes principales, assez fines, apparaissent très tôt et bifurquent plus fréquemment que chez le type. Les côtes intercalaires sont rares. Compte tenu de l'ouverture plus accusée de l'ombilic ce spécimen n'est pas conspécifique.

Origine et devenir : *Thieuloyceras autrani* VERMEULEN, 1998 est issu de *Thieuloyceras densecostatum* BRESKOVSKI, 1980 ou de *Subsainella sayni* (PAQUIER, 1900) morphotype Paucicostata BREISTROFFER, figuré récemment [Thieuloy et Bulot, Pl. 3, fig. 9]. *Thieuloyceras autrani* VERMEULEN, 1998 caractérise une tendance évolutive qui se manifeste par l'acquisition de côtes principales, sur la partie interne des flancs et à mi-flancs, et de côtes externes latéro-ventrales fines. Ce type d'ornementation, parfois fugace chez les *Subsainella*, acquiert ici une stabilité et un développement importants. Ce type d'ornementation est proche de celui du genre *Discoidellia* VERMEULEN, 1995. En fait, les genres *Thieuloyceras* BRESKOVSKI, 1980 et *Discoidellia* VERMEULEN, 1995 sont tous deux issus du genre *Subsainella* SPATH, 1923. L'individualisation du genre *Thieuloyceras* BRESKOVSKI, 1980 se situe, au plus tard, dans la SHMA de *Subsainella begudensis* alors que celle du genre *Discoidellia* VERMEULEN, 1995 commence dans la SHMA de *Subsainella begudensis* et se réalise pleinement à partir de la SHA de *Plesiospitidiscus ligatus*.

1.3. Genre *MALGASAYNELLA* BUSNARDO, 1970

Générotype : *Malgasaynella besairiei* (COLLIGNON, 1958).

Dénomination : ce genre a été créé pour distinguer les espèces malgaches antérieurement classées dans le genre *Subsainella* SPATH, 1923.

Statut du genre *Malgasaynella* BUSNARDO, 1970 : conçu initialement par Busnardo [1970, p. 94] comme un sous-genre de *Subsainella* SPATH, 1923, *Malgasaynella* est actuellement considéré comme un genre [Wright *et al.*, 1996] et classé dans les Endemoceratidae, au voisinage du genre *Sainella* KILIAN, 1910, dont il se rapproche par sa ligne de suture peu découpée.

1.4. Genre *DISCOIDELLIA* VERMEULEN, 1995

Générotype : nous avons désigné [Vermeulen, 1995b] *Discoidellia couratieri* VERMEULEN, 1995 comme générotype.

Dénomination : pour l'aspect discoïde des coquilles.

Diagnose : genre composé d'espèces à coquilles discoïdes, possédant une costulation constituée de côtes internes espacées, plus ou moins exprimées et de côtes externes assez régulières, ornées ou non de tubercules parfois claviformes ou de renflements tuberculiformes. Les tubercules latéraux sont situés à l'extrémité la plus externe des côtes internes, lorsqu'elles sont exprimées ; ils sont plus ou moins vigoureux et présents à des stades ontogéniques divers chez la quasi-totalité des espèces. Le ventre est étroit, subcaréné à caréné sur la ligne siphonale. Le carénage siphonal est peu marqué chez la majorité des espèces ; il est parfois accentué par la présence de tubercules siphonaux allongés longitudinalement. Les clavi ainsi formés accentuent l'aspect caréné des coquilles. L'ombilic au stade adulte est fermé à légèrement ouvert et relativement plus ouvert aux stades juvéniles.

La ligne de suture peu découpée aux stades juvéniles peut devenir plus complexe chez l'adulte [Sarasin et Schöndelmayer, 1901].

Contenu spécifique : le genre *Discoidellia* VERMEULEN 1995 regroupe un ensemble d'espèces attribuées antérieurement aux genres *Psilotissotia* HYATT ou *Buergliceras* ETAYO SERNA. La plupart des spécimens récoltés ont souvent été rapportés par les auteurs aux espèces *Discoidellia favrei* (OOSTER) ou ? *Discoidellia masyleus* (COQUAND). Dans ce genre nous classons *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860), *Discoidellia mariolae* (NICKLÈS, 1890), *Discoidellia defforgesi* (NICKLÈS, 1894), *Discoidellia couratieri* VERMEULEN, 1995, *Discoidellia pouponi* VERMEULEN, 1999, *Discoidellia gabyi* sp. nov., et *Discoidellia cocentainensis* sp. nov.

Origine et devenir : le genre *Discoidellia* VERMEULEN, 1995 est issu du genre *Subsainella* SPATH, 1923 [Vermeulen, 1998 a ; 1999 a] ; les spécimens discoidelliformes découverts dans l'Horizon à *Subsainella begudensis* confirment cette hypothèse.

Le genre *Discoidellia* VERMEULEN, 1995 est à l'origine des genres *Psilotissotia* HYATT, 1900 [Vermeulen, 1998a] et *Buergliceras* ETAYO SERNA, 1968.

Répartition stratigraphique : l'espèce la plus ancienne connue du genre *Discoidellia* VERMEULEN, 1995, est *Discoidellia pouponi* VERMEULEN, 1999 ; elle a été récoltée à l'extrême base de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus* [Vermeulen, 1999 a, p. 448]. Des spécimens discoidelliformes ont également été récoltés dans l'Horizon à *Subsainella begudensis* [Vermeulen 1999 b] traduisant peut-être un polyphylétisme du genre

Discoidellia VERMEULEN, 1995. Un spécimen de *Discoidellia mariolae* (NICKLÈS, 1890) a été récolté dans la partie inférieure de la Zone à *Psilotissotia colombiana* ; c'est actuellement le représentant générique le plus récent connu.

Affinités et différences : les espèces anciennes du genre *Discoidellia* VERMEULEN, 1995 possèdent parfois une costulation juvénile proche de celle des espèces du genre *Subsainella* SPATH, 1923 ; les tubercules siphonaux chez les individus jeunes et adultes, les côtes internes rigides et espacées, les tubercules latéraux et l'ombilic peu ouvert à presque fermé permettent une distinction facile entre les espèces du genre *Discoidellia* VERMEULEN, 1995 et celles du genre *Subsainella* SPATH, 1923.

Le genre *Discoidellia* VERMEULEN, 1995 est proche, par l'allure générale de son ornementation, du genre *Buergliceras* ETAYO SERNA, 1968 ; il en diffère par une costulation constituée de côtes internes et externes, notamment au stade adulte, alors que les côtes des *Buergliceras* sont essentiellement simples et parcourent toute la hauteur des flancs. Les tubercules latéraux des *Discoidellia* sont généralement mieux individualisés, alors que les clavis siphonaux et latéro-ventraux, lorsqu'ils existent, sont moins vigoureux et moins bien exprimés que ceux des espèces du genre *Buergliceras* ETAYO SERNA, 1968.

DISCOIDELLIA pouponi VERMEULEN, 1999

Pl. 5, fig.12-17

Synonymie

1999a – *Discoidellia pouponi* sp. nov.; VERMEULEN, p. 445-448, Pl. 1, fig. 1-4.

Holotype : l'holotype est le spécimen n° 414765, récolté dans le banc n° 148, coupe n° 0410 près Demandolx, Alpes de Haute-Provence.

Dénomination : dédiée à Antoine Poupon de Cannes, Alpes-Maritimes, qui a découvert les premiers spécimens.

Localité type : nous désignons la coupe n° 0410, Les Ribas près Demandolx, Alpes de Haute-Provence, France.

Strate type : banc n° 148, coupe n° 0410, Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*.

Position stratigraphique : cette espèce n'a jusqu'à présent été récoltée que dans la partie basale de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*.

Matériel étudié : l'holotype n° 414765 et un fragment de tour juvénile n° 414764, coupe 0410 près Demandolx, Alpes de Haute-Provence.

Mensurations

N°	D	H	E	O	NC	NE	NTS	100 E/H	100 H/D
414765	30	17,8	6,3	2,2	5	22	31*	35,4	59,3
414764	20,8*	11,2	3,8	/	ind.	16	ind.	33,9	53,8

* : valeurs approximatives.

Remarque : les deux spécimens mesurés sont légèrement aplatis.

Diagnose : coquille involute à tours plus hauts que larges. Costulation constituée de côtes internes droites et de côtes externes courtes et incurvées. Les côtes internes, espacées, se renforcent vers la mi-hauteur des flancs puis s'atténuent et disparaissent rapidement. Les côtes externes, incurvées chez le jeune et moins chez l'adulte, sont plus ou moins régulières. Ces côtes externes ne s'expriment que sur la moitié ou le tiers externe des flancs.

Costulation jeune très semblable à celle des *Subsainella* à « tendance *Discoidellia* ».

Ventre caréné, constitué de deux méplats ventraux, séparés par de très petits tubercules siphonaux épineux.

Ombilic très étroit, presque fermé. Paroi péri-ombilicale abrupte se raccordant au flanc par un coude arrondi.

Description : holotype n° 414765 ; spécimen involute, comprimé, discoïde, très légèrement déformé *post-mortem* ; cette déformation résulte d'une contrainte de couple, qui a légèrement translaté vers l'extérieur, le flanc gauche sur le demi-tour le plus jeune et le flanc droit sur le demi-tour le plus âgé.

La costulation, observable à partir d'une hauteur de tour de 6,9 mm, est constituée de côtes internes et de côtes externes. Jusqu'à une hauteur de tour de 9,7 mm, soit sur environ un demi-tour de spire, les trois côtes internes, discrètes, fines et espacées, de direction subradiale, naissent dans la région péri-ombilicale et s'interrompent au milieu des flancs. Les côtes externes, plus fines que les côtes internes, de direction proverse, naissent vers le milieu des flancs ; elles sont concaves vers l'avant et s'interrompent en atteignant les méplats ventraux qui bordent de part et d'autre la région siphonale mais quelques unes, plus vigoureuses, atteignent la région siphonale. Les espaces intercostaux et la vigueur des côtes externes sont irréguliers. Il y a six à neuf côtes externes entre deux côtes internes.

Au-delà de 9,7 mm de hauteur de tour et jusqu'à 11,4 mm, la costulation devient plus vigoureuse ; les deux côtes internes, très espacées, droites et subradiales, sont plus vigoureuses que les précédentes ; elles naissent à la base des flancs et s'interrompent rapidement à la base du tiers externe des flancs. Les côtes externes, toujours concaves vers l'avant, deviennent plus courtes, plus larges, plus vigoureuses et plus espacées ; elles naissent vers la base du tiers externe des flancs et s'interrompent

en atteignant les méplats ventraux ; elles sont au nombre de cinq entre les côtes internes.

Au-delà de 11,4 mm et jusqu'à l'ouverture, la costulation se renforce encore. Les trois côtes internes, très espacées, naissent dans la partie extérieure du tiers interne des flancs et prennent une direction très légèrement proverse ; elles sont droites, vigoureuses, et se terminent, vers la base du tiers externe des flancs, par un renflement subtuberculiforme. Les côtes externes naissent irrégulièrement vers la base du tiers externe des flancs et s'interrompent aux abords des méplats ventraux. Elles sont d'abord concaves vers l'avant, puis deviennent plus rigides en prenant une direction légèrement proverse ; leur largeur et leur vigueur sont variables. Elles sont au nombre de cinq entre deux côtes internes.

Les méplats ventraux sont déjà exprimés au début du dernier tour. Les tubercules siphonaux sont de très petite taille et allongés longitudinalement (clavi) ; quelques uns, distribués irrégulièrement, sont légèrement plus vigoureux que les autres. Sur tout le dernier tour ils conservent le même aspect, en se renforçant légèrement de la partie la plus jeune jusqu'à l'ouverture.

L'ombilic est très petit. La paroi péri-ombilicale est abrupte et se raccorde avec le reste des flancs par un coude arrondi.

La ligne de suture n'est pas suffisamment bien conservée pour être étudiable.

Affinités et différences : l'irrégularité de la vigueur des petits tubercules siphonaux de *Discoidellia pouponi* VERMEULEN, 1999 rappelle celle des renflements siphonaux des côtes de *Subsainella subcarinata* sp. nov. et la costulation externe, qui existe seule dans la partie la plus jeune du spécimen n° 414764, est très ressemblante à celle de certains spécimens de *Subsainella* récoltés au sommet de la Zone à *Subsainella sayni*, dans la SHMA de *Subsainella begudensis*.

À un stade plus âgé, les côtes internes espacées et les côtes externes ont une disposition quasi-identique à celles de certaines *Subsainella* de l'horizon à *Subsainella begudensis* et de la base de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*.

Cette disposition costale existe chez les *Discoidellia* de façon fondamentale. Par sa costulation au stade le plus âgé connu mais aussi par ses petits tubercules siphonaux, *Discoidellia pouponi* VERMEULEN, 1999 s'intègre de toute évidence dans le genre *Discoidellia* VERMEULEN, 1995 ; elle se rapproche par cela des spécimens de *Discoidellia* récoltés dans les Zones à *Plesiospitidiscus ligatus*, *Balearites balearis* et *Pseudothurmannia mortilleti* de l'Hauterivien supérieur et dans la Sous-Zone à *Psilotissotia colombiana* du Barrémien inférieur.

Par l'absence de tubercules latéro-externes et la discrétion des renflements subtuberculiformes latéraux, *Discoidellia pouponi* VERMEULEN, 1999 est proche de *Discoidellia couratieri* VERMEULEN, 1995 ; elle en

diffère par ses tubercules siphonaux plus nombreux et mieux exprimés aux stades juvéniles, ainsi que par ses côtes externes plus fines, irrégulières et concaves vers l'avant ; elle en diffère aussi, à hauteur de tour comparable, par ses côtes internes plus vigoureuses et par ses méplats ventraux.

Origine et devenir : l'origine de *Discoidellia pouponi* VERMEULEN, 1999 n'est encore pas connue au rang spécifique. Sa position stratigraphique à la limite des Zones à *Subsainella sayni* et *Plesiospitidiscus ligatus*, ainsi que les grandes affinités morphologiques avec les *Subsainella*, nous permettent de désigner actuellement comme ancêtres potentiels de *Discoidellia pouponi* VERMEULEN, 1999, des spécimens affines à *Subsainella mimica* THIEULOY & BULOT, 1992 ou *Subsainella subcarinata* sp. nov., de la SHMA de *Subsainella begudensis*, qui possèdent des côtes internes et externes, un ombilic étroit, un ventre subcaréné et des renflements siphonaux irréguliers des côtes.

Le devenir de *Discoidellia pouponi* VERMEULEN, 1999 n'est pas précisé au rang spécifique mais il est fort probable que cette espèce de *Discoidellia* soit à l'origine des espèces affines à *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860) qui possèdent des côtes internes et des tubercules siphonaux bien exprimés.

DISCOIDELLIA couratieri VERMEULEN, 1995

Pl. 6, fig. 4-8 ; Pl. 7, fig. 1, 2, 6, 8, 9

Synonymie

1995 – *Discoidellia couratieri* sp. nov. ; Vermeulen, p. 67-69, Pl. 1, fig. 1-4.

Holotype : l'holotype est le spécimen n°414800, de notre collection.

Hypotype : l'hypotype est le spécimen n°414799, de notre collection.

Dénomination : espèce dédiée à Hélène Couratier de l'Ecole Normale Supérieure de Paris.

Localité type : ravin de Savoye, Chamateuil, près Castellane, Alpes de Haute Provence.

Strate type : Hauterivien supérieur, intervalle HS1 [Vermeulen, 1980], banc n°50/044.

Répartition stratigraphique : Les spécimens de *Discoidellia couratieri* VERMEULEN, 1995 ont été récoltés dans un intervalle stratigraphique allant de la base de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus* à la partie inférieure de la Zone à *Balearites balearis*.

Matériel étudié : l'holotype n°414800, banc n° 50/044, coupe n° 044, ravin de Savoye, Chamateuil près Castellane ; le spécimen n° 414801, base de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*, ravin de Destourbes près La

Garde, Alpes de Haute Provence ; l'hypotype n° 414799 (leg L. Bulot) d'Arpavon, Drôme ; le spécimen n° 23530, banc n° 42 et le spéci-men n° 23974, banc n° 40 coupe du ravin de Mal Bouisset près Peyroules, Alpes de Haute-Provence, de la collection G. Autran.

Mensurations

N	D	H	E	NE	TL	100 E/H
414798	77	45	/	/	/	/
414800	35	20	8	16	6	40
414801(a)	29,5	16,3	7	18	5	42,9
414801	46,6	27,5	10,4	/	4	37,8
414799	46,5	27,1	8,4	14	5	31
23530	42,2	24,2	10,4	/	4	43
23974	57	32,3	14,8	/	6	45,8

Diagnose : espèce à port discoïde à section acuminée et élancée. Flancs ornés dans leur tiers externe de côtes larges, souvent peu marquées et radiales. La partie plus interne des flancs est lisse ou parfois ornée simplement de côtes primaires légèrement flexueuses et très espacées. La costulation s'atténue fortement ou disparaît avec l'âge. La région ventrale est anguleuse et pourvue parfois de tubercules ténus d'espacement variable. L'ombilic est fermé et sa paroi se raccorde progressivement avec les flancs.

Description : holotype, n° 414800 ; spécimen à coquille discoïde observable à partir d'une hauteur de spire de 9,5 mm. À ce stade et jusqu'à une hauteur de spire de 14 mm, la partie interne des flancs est lisse. Le tiers externe des flancs est orné de côtes larges, peu en relief, de direction radiale à très légèrement proverse ; leur relief s'accroît vers la région latéro-ventrale puis elles s'interrompent assez brusquement.

À partir de 14,5 mm de hauteur de tour apparaissent des côtes plus étroites et plus vigoureuses, débutant chacune vers le milieu des flancs par un renflement tuberculiforme allongé radialement. Il y a deux ou trois côtes intercalaires entre deux côtes principales. Ces côtes intercalaires ont alors des largeurs et des longueurs inégales.

À partir de 17 mm de hauteur de tour, on discerne un prolongement légèrement proverse très peu en relief des côtes principales vers l'ombilic. Ces côtes principales sont aussi projetées en avant sur la région latéro-ventrale. Les côtes intercalaires sont toujours irrégulières. Leur nombre tend à diminuer car il n'y en a plus qu'une entre les deux dernières côtes principales.

À tous les stades ontogéniques visibles, l'ombilic est très réduit ; la région ventrale est étroite et subcarénée. Elle s'arrondit à peine vers l'ouverture.

Les lignes de suture ne sont pas suffisamment observables pour être décrites correctement.

Variabilité intraspécifique : elle semble assez importante, malgré le petit nombre de spécimens en notre possession. Au-delà de 17 mm de hauteur de tour, sur le spécimen n° 414801, les prolongements internes des côtes ont un relief plus accentué que sur l'holotype. Le spécimen n° 414801 présente également sur la région siphonale conservée du dernier demi-tour, six très petits tubercules siphonaux espacés.

L'hypotype montre un développement ontogénique plus tardif que l'holotype, où l'ornementation devient plus rare et plus irrégulière à partir d'une hauteur de spire de 22 mm. Seuls subsistent quelques reliefs correspondant aux renflements tuberculiformes latéraux et aux terminaisons externes des côtes. Cette variation ornementale, correspondant très probablement à un stade adulte avancé, s'observe aussi sur les spécimens n° 414798 et n° 414801.

Le spécimen n° 23974 récolté par G. Autran, que nous figurons sur la planche 6, fig. 4, 5, montre que la costulation externe peut être très discrète, alors que les tubercules latéraux, claviformes dans ce cas, sont bien exprimés.

Affinités et différences : cette nouvelle espèce ressemble à *Discoideilia favrei* (OOSTER, 1860) par son aspect discoïde. Elle en diffère cependant par sa costulation plus discrète, exprimée surtout sur le tiers externe des flancs. Chez *Discoideilia couratieri* VERMEULEN, 1995, les tubercules latéro-ventraux sont mal individualisés ou absents, alors qu'ils sont bien exprimés chez *Discoideilia favrei* (OOSTER, 1860). La modification très nette de l'ornementation de *Discoideilia couratieri* VERMEULEN, 1995 au cours de l'ontogénèse est un critère majeur de distinction des deux espèces. Chez *Discoideilia favrei* (OOSTER, 1860), la costulation, nettement plus vigoureuse et la tuberculation persistent « sans modifications importantes jusqu'à un diamètre d'environ 5 cm » [Sarrasin et Schöndelmayer, 1901, p. 26].

La répartition stratigraphique des deux espèces est également différente ; *Discoideilia couratieri* VERMEULEN, 1995 a son acmé dans la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*, alors que *Discoideilia favrei* (OOSTER, 1860) a son acmé dans l'Hauterivien terminal où elle est associée aux *Pseudothurmannia*.

L'espèce colombienne ? *Discoideilia ? leonhardiana* (KARSTEN, 1856) diffère du nouveau taxon décrit ici par une costulation fine, bien marquée, assez régulière, descendant jusqu'à l'ombilic. Les tubercules sont également assez nets.

Discoideilia defforgesi (NICKLÈS, 1894) diffère de *Discoideilia couratieri* VERMEULEN, 1995 par une costulation vigoureuse fortement proverse qui descend jusqu'à la partie médiane des flancs chez les individus jeunes. Son ombilic est également plus ouvert. Ayant effectué des recherches dans le gisement de la Querola, en Espagne, je puis affirmer également que l'espèce de R. Nicklès appartient probablement à l'Hauterivien terminal.

Discoidellia couratieri VERMEULEN, 1995 se rapproche de *Discoidellia gabyi* sp. nov. par un stade adulte essentiellement tuberculé et acostulé ; elle en diffère par une ornementation juvénile moins vigoureuse et une région ventrale plus étroite et plus acuminée. Elle en diffère aussi par une ornementation tardi-juvénile se prolongeant sans modification majeure au début du stade adulte, à des hauteurs de tours bien plus élevées.

Origine et devenir : *Discoidellia couratieri* VERMEULEN, 1995, qui apparaît à la base de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*, n'a pas d'espèce mère actuellement connue et son devenir précis n'est pas connu bien que plusieurs espèces plus récentes de *Discoidellia* puissent en être des espèces-filles, en particulier *Discoidellia gabyi* sp. nov. et *Discoidellia cocentainensis* sp. nov.

DISCOIDELLIA gabyi sp. nov.

Pl. 8, fig. 1-4

Holotype : nous désignons comme holotype, le spécimen n° 414803, récolté dans le banc n° 16/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence.

Dénomination : cette espèce est dédiée à mon neveu, Daniel Gaby (1964 -1978).

Localité type : coupe n° 041, Hauterivien supérieur du stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence.

Strate type : banc n° 16/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence.

Position stratigraphique : l'holotype a été récolté dans la partie inférieure de la Zone à *Balearites balearis*.

Matériel étudié : l'holotype n° 414803.

Mensurations

N°	D	H	E	TL	TLE	TS	100 E/H	TLE/TL
414803	44*	22,8	16*	4	6	20*	70,2	1,5
	19,5	11,4	/	1	13	25*	/	13

* : valeurs approximatives.

TL, nombre de tubercules latéraux sur le dernier demi-tour ; TLE, nombre de tubercules latéro-externes sur le dernier demi-tour ; TS, nombre estimé de tubercules siphonaux sur le dernier demi-tour.

Diagnose : espèce à coquille discoïde, à ombilic très peu ouvert chez le jeune et relativement plus petit chez l'adulte. Les flancs, convexes au stade juvénile, tendent à s'aplatir dans la moitié externe chez l'adulte. Chez le jeune l'ornementation apparaît sous forme de sillons sur

la moitié externe des flancs qui délimitent ainsi des côtes et des parties très larges non costulées. Ultérieurement, les zones acostulées disparaissent et les côtes s'allongent irrégulièrement sur une partie de la moitié interne des flancs et portent des tubercules mousses latéro-ventraux. Au stade adulte persistent seulement les tubercules latéraux, latéro-ventraux et siphonaux. La ligne de suture n'est pas étudiable.

Description : holotype n° 414803 ; les tours de spire sont visibles à partir d'une hauteur de 4,5 mm sur le flanc gauche. Sur environ un tiers de tour, les flancs sont régulièrement convexes. L'ornementation est constituée de sillons externes, inégalement espacés, naissant juste au-dessus du milieu des flancs et s'arrêtant sur les bords du ventre ; ils créent entre eux des reliefs costiformes et délimitent aussi des zones larges et lisses. Trois côtes externes et une zone acostulée se succèdent deux fois. La région ventrale, lisse longitudinalement de part et d'autre du siphon, possède une ligne siphonale subcarénée. De très petits tubercules siphonaux existent et ils ne sont visibles qu'à la loupe binoculaire. L'ombilic est petit et la paroi péri-ombilicale abrupte se raccorde progressivement au reste des flancs.

À partir d'une hauteur de tour de 7 mm environ, et jusqu'à la fin du stade jeune observable, les côtes, de directions radiale à légèrement rétroverses, de largeurs et de longueurs irrégulières, sont droites, assez larges et aplaties ; elles portent des tubercules latéro-externes mousses plus forts qu'au stade précédent. Les tubercules latéro-externes dominent le bord de la région ventrale qui est très faiblement concave, entre eux et la ligne de tubercules siphonaux. L'ombilic et la paroi péri-ombilicale présentent les mêmes caractéristiques qu'au stade précédent. À une hauteur de tour de 8 mm, il y a une côte plus vigoureuse que les autres, qui naît à la base des flancs, s'élève vers le milieu des flancs, devient moins large dans la moitié externe des flancs et se termine par un tubercule latéro-ventral similaire de ses voisins. Bien que nous ne puissions l'affirmer catégoriquement, étant donné le mode de conservation du spécimen, il semblerait que la partie interne de cette côte ait été déformée.

Le spécimen étant cassé, l'observation, au-delà de 12 mm de hauteur de tour se fait sur le flanc droit.

Entre 11,5 mm de hauteur de flanc conservée et 21,3 mm de hauteur de tour, l'observation ne peut être faite que sur une partie des flancs. Il n'y a pas de côtes internes et des tubercules latéraux sont situés vers le milieu des flancs.

À partir de 21,3 mm de hauteur de tour et jusqu'à l'ouverture, la plus grande partie des flancs est très faiblement convexe à plate et le ventre a une section transversale ogivale sub-acuminée sur la région siphonale. L'ornementation est constituée exclusivement de tubercules :

– des tubercules latéraux, assez peu vigoureux, situés dans la partie médiane des flancs ;

- des tubercules latéro-externes allongés ou coudés, d'orientations longitudinale ou obliques variables, vigoureux et très espacés, en vis-à-vis de part et d'autre du ventre ;
- des clavi sur la ligne siphonale, bien visibles à l'oeil nu aux stades adultes, espacés et anguleux, qui sont de plus en plus espacés en allant vers l'ouverture ; ils sont plus élevés vers l'arrière et ils diminuent de vigueur en allant vers l'ouverture.

Les 18 derniers mm de ligne siphonale sub-carénée sont atuberculés.

L'ombilic est très petit et la paroi péri-ombilicale, abrupte près de la suture ombilicale, s'incline et se raccorde progressivement avec le reste des flancs.

Affinités et différences : au stade juvénile, l'alternance côtes externes-espaces larges et acostulés rapprochent *Discoidellia gabyi* sp. nov. de *Discoidellia papiéri* (BUSNARDO, 1957). *Discoidellia gabyi* sp. nov. s'en distingue, à hauteur de tour comparable, par des côtes exprimées seulement sur la partie externe des flancs, par des tubercules latéro-ventraux nettement moins vigoureux et par un ombilic plus ouvert. Les localisations stratigraphiques de ces deux espèces sont aussi fort différentes puisque *Discoidellia gabyi* sp. nov. a été récoltée dans la Zone à *Balearites balearis*, alors que *Discoidellia papiéri* (BUSNARDO, 1957) est du Barrémien inférieur [Busnardo, 1957, p. 116]. L'ornementation juvénile faite de l'alternance côtes-espaces larges et acostulés se retrouve en fait chez plusieurs espèces du genre *Discoidellia* VERMEULEN, 1995 et nous avons récolté en particulier, dans les couches à *Pseudothurmannia* pyriteux du gisement de La Querola, Espagne, des spécimens juvéniles présentant ce type d'ornementation ; ils étaient associés à des spécimens typiques de *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860) et en représentaient très certainement le stade jeune. Nous en concluons que l'ornementation juvénile constituée de l'alternance côtes-espaces larges acostulés ne peut constituer à elle seule un critère spécifique fiable.

L'holotype de *Discoidellia gabyi* sp. nov., se rapproche du spécimen n° 414801 que nous avons classé dans *Discoidellia couratieri* VERMEULEN, 1995, par l'absence des côtes au stade adulte ; il en diffère par une disparition nettement plus précoce des côtes, par un port moins discoïde et des flancs plus plats, par une région ventrale plus large, et par des tubercules latéro-ventraux plus vigoureux de directions très variables au stade adulte, à tendance longitudinale et non radiale.

Discoidellia gabyi sp. nov. diffère de *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860) par des côtes internes apparaissant plus tardivement, par une costulation plus fugace et par un stade adulte à ornementation tuberculée seule. Notre nouvelle espèce en diffère également par une localisation stratigraphique différente dans la Zone à *Balearites balearis*, alors que *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860) se développe dans les couches à *Pseudothurmannia* et dans la partie basale du Barrémien.

Origine et devenir : l'origine de *Discoidellia gabyi* sp. nov. n'est pas encore déterminée. L'ornementation de l'adulte de *Discoidellia couratieri* VERMEULEN, 1995, de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*, nous fait penser que cette espèce pourrait être apparentée à *Discoidellia gabyi* sp. nov.

DISCOIDELLIA cocentainensis sp. nov.

Pl. 8, fig. 5-12

Synonymie

? 1995 – *Psilotissotia favrei* (OOSTER) ; Hoedemaeker, Pl. 10, fig 9.

Holotype : nous désignons comme holotype le spécimen n° 414774, de notre collection, récolté dans le gisement de La Querola près Cocentaina, Province d'Alicante, Espagne.

Paratypes : nous désignons comme paratypes les spécimens n° 414775, 414776 et 414777 du même gisement.

Population type : la population type est constituée de l'holotype, des paratypes et des spécimens n° 414784, 414785 et 414786.

Dénomination : du nom de Cocentaina, ville la plus proche du gisement.

Localité type : gisement de La Querola près Cocentaina, Province d'Alicante, Espagne.

Localisation stratigraphique : les spécimens de cette espèce ont été récoltés à la base d'un affleurement marneux de couleur grise surmontant les niveaux à *Pseudothurmannia* pyritisés et des fragments affines ont été récoltés dans la Zone à *Pseudothurmannia mortilleti*. Dans l'attente de précisions stratigraphiques nouvelles, nous localisons cette espèce de l'Hauterivien sommital au Barrémien basal.

Matériel étudié : l'holotype n° 414774, les paratypes n° 414775, 414776, 414777 et les spécimens 414784, 414785 et 414786 de la Querola près Cocentaina, Espagne.

Mensurations

N°	D	H	E	100 E/H
414774	25,5	15,5	5	32,3

Diagnose : espèce à coquille discoïde très involute, à section élancée, très étroite et dont la partie supérieure est carénée. Les flancs sont plats à très faiblement convexes sur la partie interne et légèrement concaves sur la partie externe. Les côtes externes larges, droites,

de directions proverse à radiale, naissent un peu au-dessus du milieu des flancs le long d'une ligne spirale en léger relief et se renforcent dans la région latéro-ventrale ; ces côtes disparaissent aux abords de la région siphonale qui, au stade juvénile sans côtes internes, peut porter de très petits tubercules siphonaux. Les sillons intercostaux sont aussi larges que les côtes externes ; ils naissent sur la même partie des flancs qu'elles et s'interrompent au bord de la ligne siphonale. Les côtes internes sont fines ; elles apparaissent progressivement et se surélèvent à la mi-flanc pour former des tubercules allongés radialement.

L'ombilic est très petit et la paroi péri-ombilicale abrupte se raccorde au reste des flancs par un coude sub-anguleux.

La ligne de suture est variable dans son tracé selon les individus.

Description : holotype n° 414774 ; coquille discoïde involute, à ombilic très petit, à section oxycône étroite et élancée, observable à partir d'une hauteur de tour de 7 mm environ. Jusqu'à 10,5 mm de hauteur de tour (cassure siphonale), la partie interne des flancs est aplatie et la partie externe, très faiblement convexe, est ornée de côtes larges naissant vers la base du tiers externe des flancs. Ces côtes sont larges, de peu de relief, très légèrement concaves vers l'avant et elles s'élargissent encore en atteignant la périphérie de la coquille où elles disparaissent. Les sillons intercostaux sont très larges et peu profonds. La ligne siphonale est carénée et le ventre est raccordé indistinctement aux flancs.

L'ombilic très étroit est obstrué, jusqu'à l'ouverture, par de la pyrite.

À partir de 10,5 mm, et jusqu'à 13 mm de hauteur de tour, la partie interne des flancs, d'abord très faiblement convexe, s'aplatit puis tend à devenir faiblement concave et il est possible d'y discerner des ébauches, très discrètes, de côtes internes. La partie externe des flancs, plate à légèrement concave, est séparée de la partie interne par une ligne spirale en relief. Les côtes externes naissent au contact de cette ligne spirale ; elles sont larges, de relief modéré, droites, de direction sub-radiale et séparées par des sillons intercostaux à peine plus larges qu'elles. Le relief de ces côtes s'élève très progressivement, de leur point de départ jusqu'à leur terminaison périphérique où, avant de s'élargir et disparaître assez rapidement, elle forment de très légères nodosités mousses qui délimitent ainsi une région périphérique très étroite. Les sillons intercostaux sont peu profonds et s'interrompent avant d'atteindre la ligne siphonale carénée.

À partir de 13 mm de hauteur de tour et jusqu'à l'ouverture, la partie interne des flancs est plate, ornée de côtes internes fines, droites, de direction sub-radiale, qui s'élèvent dans la région médiane des flancs, juste sous la ligne spirale en relief, en tubercules latéraux très allongés, de plus en plus vigoureux en allant vers

l'ouverture. La première ébauche de tubercule latéral est dans le prolongement d'une côte externe ; le deuxième tubercule latéral est à peu près situé dans le prolongement d'une côte externe encadrée par deux autres côtes similaires. Le troisième tubercule latéral correspond très nettement à une bifurcation de la côte interne qui donne deux côtes externes. À partir de cette bifurcation, la ligne spirale semble disparaître. Les côtes externes sont larges, très légèrement convexes vers l'avant et très faiblement rétroverses ; elles naissent sur la ligne spirale en relief, traversent la partie externe des flancs, s'estompent et s'élargissent aux abords de la région siphonale et s'interrompent contre la ligne siphonale carénée où les très légères nodosités mousses sont maintenant absentes ou à peine exprimées. Les sillons intercostaux suivent le tracé des côtes et s'interrompent contre la ligne siphonale. Hormis les tubercules siphonaux fugaces, la ligne siphonale est donc lisse longitudinalement à tous les stades ornementaux.

Affinités et différences : *Discoidellia cocentainensis* sp. nov. diffère de la plupart des autres espèces de *Discoidellia* connues à ce jour par la largeur très faible de son ouverture et par son ventre très étroit et très tranchant sur sa ligne siphonale. Elle en diffère aussi par sa ligne de suture bien plus découpée aux stades juvéniles.

Discoidellia cocentainensis sp. nov. se rapproche de *Discoidellia pouponi* VERMEULEN, 1999 par sa faible largeur de l'ouverture et par sa section transversale élancée et acuminée. Elle en diffère par des côtes plus larges, plus rigides et plus courtes aux stades juvéniles et adultes. Les tubercules siphonaux de *Discoidellia cocentainensis* sp. nov. disparaissent rapidement, alors que ceux de *Discoidellia pouponi* VERMEULEN, 1999 persistent jusqu'au stade adulte costulé et tuberculé. *Discoidellia cocentainensis* sp. nov., dans sa localité type, a sa phase acméique au-dessus des couches à *Pseudothurmannia* alors que *Discoidellia pouponi* VERMEULEN, 1999 a la sienne à la base de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*.

Discoidellia cocentainensis sp. nov. diffère de *Discoidellia couratieri* VERMEULEN, 1995 par des côtes externes plus régulières, plus longues et moins sub-tuberculées dans la région latéro-ventrale ; elle en diffère aussi par des flancs moins convexes à plats dans la partie interne et légèrement concaves dans la partie externe. Le relief spiral médian observé chez *Discoidellia cocentainensis* sp. nov. n'existe pas chez *Discoidellia couratieri* VERMEULEN, 1995.

Discoidellia cocentainensis sp. nov. se rapproche de *Discoidellia gabyi* sp. nov. par ses tubercules siphonaux très petits au stade juvénile ; elle en diffère par un stade juvénile plus régulièrement costulé et par des tubercules siphonaux disparaissant rapidement. *Discoidellia cocentainensis* sp. nov. diffère aussi de *Discoidellia gabyi* sp. nov. par une ornementation costulée qui se maintient au stade adulte.

Discoidellia cocentainensis sp. nov. diffère de *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860) par une costulation et une tuberculation moins vigoureuses, par des flancs plus plats dans leur partie interne et convexes à concaves dans leur partie externe ; elle en diffère aussi par des tubercules latéro-externes absents ou à peine ébauchés. En l'état actuel des connaissances *Discoidellia cocentainensis* sp. nov. a une phase acméique légèrement plus récente que celle de *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860).

Discoidellia cocentainensis sp. nov. diffère de *Discoidellia mariolae* (NICKLÈS, 1890) par un port plus élancé, un ventre plus étroit et par des côtes externes plus longues et exprimées très tôt au stade juvénile ; elle en diffère aussi par l'absence de clavi latéro-ventraux, bien exprimés chez *Discoidellia mariolae* (NICKLÈS, 1890).

Origine et devenir : l'origine de *Discoidellia cocentainensis* sp. nov. n'est pas encore connue précisément ; elle est à rechercher vers *Discoidellia couratieri* VERMEULEN, 1995. En l'état actuel des connaissances, *Discoidellia cocentainensis* sp. nov. n'a pas de descendance.

DISCOIDELLIA favrei (OOSTER, 1860)

Pl. 6, fig. 1-3 ; Pl. 7, fig. 3-5, 10 ; Pl. 9, fig. 1, 2, 7, 8 ; Pl. 11, fig. 4-9

Synonymie

- 1860 – *Ammonites favrei* Ooster 1860 ; Ooster, p. 119, 120, Pl. 24, fig. 1-4.
- ? 1860 – *Ammonites favrei* Ooster 1860 ; Ooster, p. 119, 120, Pl. 24, fig. 5, 6.
- ? 1894 – *Pulchellia mariolae*, Nicklès, 1891 ; Nicklès, p. 41-42, Pl. VI, fig. 3, 4 ; Pl. VII, fig. 17.
- 1901 – *Pulchellia Favrei* Ooster ; Sarasin et Schöndelmayer, p. 25-30, Pl. III, fig. 3, 4, 6.
- non 1901 – *Pulchellia Favrei* Ooster ; Sarasin et Schöndelmayer, p. 25-30, Pl. III, fig. 1, 2.
- ? 1901 – *Pulchellia Favrei* Ooster ; Sarasin et Schöndelmayer, p. 25-30, Pl. III, fig. 8.
- ? 1957 – *Nicklesia papieri* n. sp. ; Busnardo et David, p. 114-116, Pl. 1, fig. 9, 10.
- ? 1960 – *Nicklesia pulchella* Orb. ; Druschitz et Koudriavtzev, p. 298, Pl. XLI, fig. 2.
- ? 1980 – « *Nicklesia* » *pulchella* d'Orbigny ; Koteishvili, p. 85, Pl. VIII, fig. 7.
- 1980 – *Psilotissotia (Bürgliceras) favrei* (OOST.) ; Vermeulen, Pl. II, fig. 13-17.
- non 1982 – *Psilotissotia favrei* (OOSTER) ; Braga, Company, Linares, Rivas et Sandoval, Pl. 1, fig. 10.

- non 1993 – *Psilotissotia favrei* (Ooster) ; Autran, Pl. 13, fig. 12.
- non 1994 – *Psilotissotia (Bürgliceras) favrei* (Ooster) ; Cecca et al., p. 560, fig. 5, g.
- ? 1995 – *Psilotissotia favrei* (OOSTER) ; Avram, Pl. 19, fig. 9, 10.
- non 1995 – *Psilotissotia (Bürgliceras) favrei* (OOSTER) ; Cecca et Pallini, Pl. 1, fig. 5.
- ? 1995 – *Psilotissotia favrei* (Ooster) ; Company, Sandoval et Tavera, p. 252, fig. 7b.
- non 1995 – *Psilotissotia favrei* (OOSTER) ; Hoedemaeker, Pl. 10, fig. 9
- 1995 – *Psilotissotia favrei* (OOSTER) ; Hoedemaeker, p. 245, Pl. 10, fig. 10.
- non 1995 – *Psilotissotia favrei* (OOSTER) ; Vasiček, Pl. 5, fig. 4.
- 1997 – *Psilotissotia (Bürgliceras) favrei* (Ooster) ; Faraoni et al., Pl. 3, fig. 1, 2.
- non 1998 – *Psilotissotia (Bürgliceras) favrei* (Ooster) ; Cecca et al., p. 86, 87, Pl. 4, fig. 18, 19.
- 1999 – *Discoidellia favrei* (OOSTER) ; Arnaud et al., Pl. 1, fig. 5.
- ? 1999 – *Bürgliceras favrei* (OOSTER) ; Avram, p. 16, fig. 1-5.

Lectotype : dans les travaux antérieurs consultés, nous n'avons pas trouvé de désignation d'un spécimen type. Nous désignons comme lectotype de *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860), le spécimen n° Vev 19, de la collection W. A. Ooster, figuré en 1860, Pl. 24, fig. 1-3, refiguré en 1901 par Ch. Sarasin et Ch. Schöndelmayer, Pl. III, fig. 6 et conservé au Muséum d'Histoire Naturelle de Berne, Confédération helvétique.

Hypotypes : nous désignons comme hypotypes de *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860) les spécimens n° 414768 et 414790 du gisement de La Querola près Cocentaina, Province d'Alicante, Espagne.

Localité type : la Veveyse près Châtel-Saint-Denis [Ooster, 1860, p. 120], Confédération helvétique.

Strate type : non désignée actuellement.

Répartition stratigraphique : les spécimens les plus anciens rapportables à *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860) ont été récoltés par nous dans la Sous-Zone à *Pseudothurmannia mortilleti* ; un individu tardif (n° 414560), rapportable à *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860), a été récolté dans le banc n° 89/041 du stratotype d'Angles, à la base de la Sous-Zone à *Psilotissotia colombiana*.

Matériel étudié : le moulage partiel du lectotype, n° Vev 19, et le moulage du spécimen n° Vv 19, récoltés à la Veveyse près Châtel-Saint-Denis, Confédération helvétique ; le spécimen n° 414802, banc n° 223/042, ravin de Valbonnette près Barrême, Alpes de Haute-

Provence ; le spécimen tardif n° 414560, banc n° 89/041 et le spécimen affine n° 414561, banc n° 66a/041, coupe du stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence ; le spécimen affine n° MHNP5402 d'Angles ; les hypotypes n° 414768 et 414790, et les spécimens n° 414767 et 414978 des couches à *Pseudothurmannia*, La Querola près Cocentaina, Espagne ainsi qu'une dizaine de spécimens juvéniles non numérotés, du même gisement.

Mensurations

N°	D	H	E	NE	N	100 E/H	NE/NI
Vev 19	25,8	15,5	/	14	4	/	3,5
414802	/	29,1	12,3	/	/	42,3	/
	42,3	25,5	10,4	/	5	40,8	/
414560	30	16,7	/	20	5	/	4
414767	39,8	22,3	12,4	22	5	55,6	4,4
414768	21,6	12,3	7	14	3	56,9	4,7
414790	28,2	16,3	9,3	19	5	57	3,8
414978	17,5	9,6	5,7	12	3	59,4	4

Diagnose : espèce à coquille involute, discoïde, à région ventrale étroite, subcarénée sur la ligne siphonale. Ornementation juvénile constituée parfois de sillons plus ou moins espacés et délimitant des côtes externes séparées par des zones lisses plus larges qu'elles. Côtes internes droites, espacées, de direction radiale à légèrement proverse, de moindre largeur que les côtes externes. Côtes externes larges et de peu de relief à leur naissance, de direction radiale, apparaissant entre la moitié et la base du tiers externe des flancs. Ces côtes deviennent de plus en plus fortes en se dirigeant vers la région latéro-externe où elles se terminent par des tubercules parfois claviformes plus ou moins vigoureux. Tubercules latéraux plus ou moins allongés dans la direction des côtes internes, correspondant parfois à une bifurcation ou une trifurcation d'une côte interne en côtes externes. Tubercules siphonaux petits, un peu espacés, plus ou moins allongés longitudinalement et persistant au stade adulte. Omphalite petit chez le jeune et diminuant de taille relative par rapport à la hauteur de tour jusqu'au stade adulte. Ligne de suture à lobes et selles peu découpés chez le jeune et s'indentant plus fortement jusqu'au stade adulte [Sarasin et Schöndelmayer, 1901, p. 26-28].

Descriptions : spécimen n° 414768 ; spécimen pyritisé, involute, à section transversale des tours plus haute que large et ogivale. De 6,5 mm à 7,5 mm de hauteur de tour, les côtes naissent vers la base du tiers médian des flancs ; elles sont larges, droites, vigoureuses, de largeurs très irrégulières et elles s'élèvent sur la région latéro-ventrale pour former des nodosités mousses, plus ou moins bien exprimées et de formes irrégulières. Le ventre, d'abord arrondi, acquiert ensuite une section

transversale tectiforme au niveau des côtes, avec une région siphonale sub-anguleuse ; il est orné de rares tubercules siphonaux mousses espacés irrégulièrement ; il s'élargit au niveau des tubercules péri-ventraux et devient plus étroit au niveau des sillons intercostaux. La région siphonale est faiblement et irrégulièrement ondulée longitudinalement. Les éléments suturaux sont très faiblement mais régulièrement indentés à ce stade ; le lobe siphonal, large et bifide, est occupé en son milieu par une large selle siphonale ; la première selle latérale est très large et incisée vers son milieu par un lobule étroit, dont la profondeur ne dépasse pas le tiers de la hauteur de cette selle. Le lobe latéral étroit et profond a une terminaison trifide.

À partir de 7,5 mm de hauteur de tour, la costulation est exprimée en côtes internes et côtes externes. Les côtes internes naissent très progressivement sur la moitié interne du tiers interne des flancs et disparaissent sur la moitié externe du tiers médian des flancs ; elles sont droites et mousses, très espacées et de direction proverse ; leur vigueur augmente de leur point de naissance jusqu'à leur terminaison sub-noduleuse. Les deux premières côtes internes sont chacune directement prolongées par une côte externe plus large qui bifurque juste avant la région latéro-ventrale ; entre ces côtes externes il y a deux autres côtes externes. Les côtes externes sont de largeurs très irrégulières et très faiblement concaves vers l'avant ; elles sont ornées, dans la région latéro-ventrale, de tubercules mousses, peu élevés. Le ventre montre les mêmes caractères qu'au stade précédent, sa section transversale tectiforme au niveau des côtes y est cependant plus nette ; il devient aussi faiblement concave de part et d'autre de la région siphonale.

À partir de 10 mm de hauteur de tour, et jusqu'à l'ouverture, les côtes internes, toujours très espacées, semblent plus indépendantes des côtes externes mais chacune reste plus ou moins en vis-à-vis d'une côte externe. Juste avant la disparition des côtes internes s'exprime une nodosité mousse, le tubercule latéral, allongée dans leur direction. Les côtes externes, de direction radiale à très faiblement rétroverse, ont alors une largeur similaire et un aspect semblable ; elles sont droites, ou très faiblement flexueuses, et s'élargissent faiblement de leur point de naissance à la région latéro-ventrale ; il y en a trois autres entre chaque côte externe en vis-à-vis des côtes internes ; sur la région latéro-ventrale, elles portent des tubercules péri-ventraux proéminents, qui, près de l'ouverture, sont légèrement pincés dans une direction longitudinale. La région siphonale, proéminente, présente une légère ondulation longitudinale irrégulière due à la présence de tubercules siphonaux, plus ou moins bien exprimés et plus ou moins allongés dans le sens spiral. Au niveau des côtes, de part et d'autre de la ligne siphonale, la concavité du ventre est de plus en plus accusée et sa section transversale y a alors une forme d'accent circonflexe très ouvert.

L'ombilic, très faiblement ouvert, laisse juste voir la base des flancs des tours précédents. La paroi péri-ombilicale, abrupte, arrondie et faiblement rentrante à sa base, se raccorde progressivement au reste des flancs.

Près de l'ouverture, la ligne de suture possède un lobe ventral étroit et profond, bordé par les deux premières selles latérales larges et hautes qui sont profondément incisées vers leur milieu, par un lobule étroit et profond à terminaison dissymétrique impaire, et descendant à peu près sur les deux tiers de leur hauteur. Le lobe latéral, étroit et profond, a une terminaison trifide qui, tout près de l'ouverture, devient quadrifide et dissymétrique par accroissement rapide d'un lobule adjacent au lobule terminal. La deuxième selle latérale, moins large et moins haute que la première selle latérale est incisée vers son milieu par un lobule étroit, peu profond et très peu indenté. Cinq lobes auxiliaires sont visibles jusqu'à la partie la plus abrupte de la paroi péri-ombilicale ; les selles auxiliaires conséquentes sont larges et peu élevées, peu indentées et incisées faiblement à leur sommet par un ou deux lobules. La profondeur et le nombre des indentations des éléments suturaux décroissent de la périphérie vers l'ombilic.

Moulage du lectotype n° Vev 19 ; le lectotype a subi des contraintes post-mortem qui lui confèrent un enroulement ellipsoïdal visible sur les figurations de Ooster [1860] et de Sarasin et Schöndelmayer [1901]. Les côtes internes tuberculées s'expriment vers 11 mm de hauteur de tour ; elles sont droites et espacées. Entre les côtes externes prolongeant les côtes internes, il y a généralement trois autres côtes externes. Le ventre possède les mêmes caractères que ceux que nous venons de décrire sur le spécimen n° 414768 ; les tubercules siphonaux y semblent cependant moins proéminents. Le tranchant de la ligne siphonale est certainement accentué par la compression transversale qu'a subie le spécimen.

Variabilité intraspécifique : ainsi que l'ont observé Sarasin et Schöndelmayer [1901, p. 30], l'ornementation juvénile, qui apparaît très tôt, mais à des hauteurs de tour variables, est d'abord exprimée sous forme de sillons, plus ou moins allongés, dont l'espacement souvent variable laisse parfois, entre des côtes conséquentes à ces derniers, des zones en relief lisses et plus ou moins larges qui disparaissent par la réalisation de côtes plus serrées et plus régulières dans leur distribution et dans leur largeur. Les côtes internes de *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860) sont plus ou moins vigoureuses, plus ou moins espacées, et donc plus ou moins nombreuses par demi-tour de spire ; elles apparaissent très tôt, à des hauteurs de tour variables, pendant le stade juvénile costulé, généralement peu après la disparition des zones larges et lisses. Le nombre de côtes externes sur le dernier demi-tour de spire est variable, de 12 à 22 sur les spécimens mesurés. L'ombilic est parfois moyennement ouvert au stade juvénile acostulé, mais il diminue rapidement de taille relative, au début du stade juvénile costulé.

Ultérieurement, son diamètre varie, pour une même hauteur de tour, dans de faibles proportions, mais il reste cependant toujours très petit aux stades juvénile costulé et adultes.

Affinités et différences : *Nicklesia papieri* BUSNARDO & DAVID, 1957 a été créée pour des spécimens dont l'ornementation juvénile est celle de plusieurs espèces du genre *Discoidellia* VERMEULEN, 1995 ; la position stratigraphique, Barrémien basal [Busnardo et David, 1957, Pl. I], de ces spécimens juvéniles implique très probablement leur appartenance à *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860).

Discoidellia favrei (OOSTER, 1860) se rapproche de *Discoidellia pouponi* VERMEULEN, 1999 par ses côtes internes et externes et ses petits tubercules siphonaux ; elle en diffère par des côtes externes juvéniles plus larges, plus vigoureuses, plus rigides et moins proverses dans la région latéro-ventrale. Elle en diffère aussi, au stade juvénile et au stade adulte commençant, par des côtes internes bien plus précoces et plus vigoureuses et par des tubercules latéraux et latéro-ventraux mieux exprimés. À taille égale, au stade adulte commençant, l'ombilic de *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860) est plus petit que celui de *Discoidellia pouponi* VERMEULEN, 1999. *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860) a sa phase acméique dans l'Hauterivien terminal et à la base du Barrémien, alors que *Discoidellia pouponi* VERMEULEN, 1999 a la sienne à la base de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*.

Discoidellia favrei (OOSTER, 1860) diffère de *Discoidellia couratieri* VERMEULEN, 1995 par une costulation juvénile plus vigoureuse qui persiste au stade adulte, jusqu'à des hauteurs de tour bien plus grandes ; elle en diffère aussi par des côtes internes mieux exprimées et plus vigoureuses, ainsi que par une région ventrale plus large, moins élevée, à tubercules siphonaux plus nombreux et mieux exprimés. *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860) a sa phase acméique dans l'Hauterivien terminal, alors que *Discoidellia couratieri* VERMEULEN, 1995 commence la sienne à la base de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*.

Discoidellia favrei (OOSTER, 1860) se rapproche de *Discoidellia gabyi* sp. nov. par certains individus présentant une ornementation juvénile constituée d'une alternance côte-zone large et acostulée. Elle en diffère par un port plus discoïde, une costulation juvénile se prolongeant jusqu'au début du stade adulte et par l'absence au stade adulte de tubercules latéro-externes vigoureux et très espacés. *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860) diffère aussi de *Discoidellia gabyi* sp. nov. par un ventre plus étroit et des flancs plus régulièrement convexes. La phase acméique de *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860) est plus récente que celle de *Discoidellia gabyi* sp. nov.

Discoidellia favrei (OOSTER, 1860) diffère de *Discoidellia cocentainensis* sp. nov. par un port moins

discoïde, des flancs plus régulièrement convexes, un ventre plus large, moins aigu sur la ligne siphonale, et par des tubercules siphonaux plus vigoureux, persistant jusqu'au stade adulte. Elle en diffère aussi par des côtes internes et externes plus vigoureuses, à terminaisons plus fortement tuberculées. La ligne de suture de *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860), au stade juvénile, est moins contournée que celle de *Discoidellia cocentainensis* sp. nov. En l'état des connaissances, *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860) et *Discoidellia cocentainensis* sp. nov. ont des phases acméiques légèrement décalées ; celle de *Discoidellia cocentainensis* sp. nov. débute juste au-dessus des couches à *Pseudothurmannia*.

Discoidellia favrei (OOSTER, 1860) se rapproche de *Discoidellia mariolae* (NICKLÈS, 1890) par sa ligne de suture au stade juvénile. Elle en diffère par des côtes mieux exprimées et plus vigoureuses et par des tubercules latéro-ventraux plus noduleux, moins claviformes ; elle en diffère aussi par des côtes internes apparaissant plus tôt au stade juvénile et par des tubercules siphonaux plus vigoureux et mieux exprimés, persistant au stade adulte. Les extensions stratigraphiques de ces deux espèces sont très légèrement décalées ; *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860) est la plus ancienne des deux.

Origine et devenir : l'origine de *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860) n'est pas connue avec précision ; *Discoidellia pouponi* VERMEULEN, 1999, *Discoidellia couratieri* VERMEULEN, 1995 ou *Discoidellia gabyi* sp. nov. sont des ancêtres possibles de *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860). Les individus tardifs de la base de la Sous-Zone à *Psilotissotia colombiana* n'ont pas de descendance.

Aire de distribution : dans la conception spécifique présente, *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860) est présente dans tout le domaine méditerranéen. Nous l'avons récoltée en France et en Espagne ; des spécimens ont été figurés de France, d'Espagne, de Suisse et de Bulgarie. Des spécimens affines ont été figurés de Roumanie, de Géorgie et d'Algérie. Un spécimen affine a été récolté par L. Memmi au Jebel Bou Kornine (Tunisie).

DISCOIDELLIA mariolae (NICKLÈS, 1890)

Pl. 9, fig.3-5

Synonymie

1890 – *Pulchellia (Stoliczkaia ?) mariolae* n. sp. ; Nicklès, p. 11-12, Pl. I, fig. 7-9 ; Pl. III, fig. 5.

non 1894 – *Pulchellia mariolae* NICK. sp. ; Nicklès, p. 41-42, Pl. VI, fig. 3-5.

? 1894 – *Pulchellia mariolae* n. sp. ; Nicklès, Pl. VII, fig. 17.

1956 – *Pulchellia provincialis* d'Orb.; Andelkovic, p. 175, Pl. VI, fig. 5.

1999a – *Discoidellia mariolae* (NICKLÈS, 1890) ; Vermeulen, p. 448-451, Pl. 1, fig. 5-7.

Lectotype : nous avons désigné [Vermeulen, 1999] le spécimen figuré par R. Nicklès en 1890, Pl. I, fig. 8, collection de Verneuil, Ecole des Mines de Paris, comme lectotype. Nos recherches pour le retrouver sont restées vaines.

Néotype : nous désignons comme néotype le spécimen n° 414081, récolté dans le banc n° 90/041 du stratotype d'Angles, Sous-Zone à *Psilotissotia colombiana*.

Dénomination : du nom de la Sierra de Mariola au pied de laquelle se situe le gisement de La Querola.

Localité type : Barrémien de La Querola, Sierra de Mariola près Cocentaina, Province d'Alicante, Espagne.

Strate type : nous désignons comme strate type le Banc n° 90/041, Sous-Zone à *Psilotissotia colombiana*, du stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence.

Matériel étudié : spécimen n° 414081 du stratotype d'Angles.

Mensurations

N°	D	H	E	O	TL	TLE	100 E/H	TLE/TL
414081	27,1	15,4	5,7	2	4	11	37	2,75

TLE, nombre de tubercules latéro-externes sur le dernier demi-tour ; 100 E/H, rapport exprimé en pourcentage entre l'épaisseur et la hauteur du dernier tour ; TLE/TL, rapport entre le nombre de tubercules latéro-externes et le nombre de tubercules latéraux par demi-tour.

Diagnose : coquille involute, carénée ventralement. La costulation est discrète, composée de côtes externes, larges, droites et plates. En s'interrompant brusquement aux abords du ventre, ces côtes y forment des reliefs latéro-ventraux claviformes. Les tubercules latéraux sont peu vigoureux. L'ombilic est étroit. La paroi péri-ombilicale, abrupte, se raccorde progressivement aux flancs.

Description : spécimen n° 414081 ; coquille involute, légèrement comprimée *post-mortem*, observable à partir d'une hauteur de spire de 7 mm. À ce stade et jusqu'à une hauteur de spire de 9,5 mm, les tubercules latéraux sont absents ; il y a cependant au tiers inférieur du flanc gauche, de très légers renflements mal définis, visibles seulement en lumière rasante et qui semblent correspondre à la jonction des côtes. Les côtes externes,

courtes, larges, droites et plates ne sont bien visibles que sur le tiers externe des flancs mais semblent descendre jusqu'à mi-flanc. Dans la région latéro-ventrale les côtes s'élèvent rapidement pour former des clavi peu vigoureux, allongés longitudinalement. La carène siphonale, en partie cassée, est lisse.

À partir d'une hauteur de spire de 9,7 mm et jusqu'à l'ouverture, des tubercules latéraux sont exprimés vers la partie inférieure de la moitié externe des flancs ; ils sont peu proéminents, légèrement allongés dans le sens radial. Il y en a quatre sur le flanc droit. Les côtes externes, courtes, larges, droites et plates naissent à hauteur des tubercules latéraux. Dans la région latéro-externe les clavi sont légèrement plus vigoureux que dans la partie plus jeune ci-avant décrite. Sur le ventre la carène siphonale devient progressivement plus mousse pour donner, vers l'ouverture, un ventre sub-acuminé. La région siphonale est très faiblement ondulée, mais très irrégulièrement.

La ligne de suture, difficilement observable dans le détail, laisse deviner un lobe ventral large et assez profond, pourvu d'une selle siphonale basse et évasée. La première selle latérale est échancrée en son milieu par un lobule étroit. Le lobe latéral est étroit et profond et a une terminaison bifide. Il est possible également de déceler dans la partie interne des flancs quatre lobes ombilicaux.

Affinités et différences : par sa costulation et ses clavi latéro-externes, sa ligne de suture, la partie interne des flancs très peu ornée à lisse, la ligne siphonale lisse au stade juvénile, ce spécimen est très proche du lectotype de *Discoidellia mariolae* (NICKLÈS, 1890). Sur le lectotype la ligne siphonale du dernier demi-tour est ornée de tubercules ténus alors que sur notre spécimen ne sont visibles que de faibles ondulations irrégulières ; cette seule différence ne justifie pas une distinction de rang spécifique.

Ch. Sarasin et Ch. Schöndelmayer en 1901 ont désigné *Discoidellia mariolae* (NICKLÈS, 1890) comme synonyme mineur de *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860) ; cette position a ensuite été suivie par la plupart des auteurs qui ont étudié *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860) et qui ont rangé dans cette espèce la plupart des populations de *Discoidellia* récoltées de la Zone à *Plesiospidiscus ligatus* à la Zone à *Avramidiscus hugii* [sensu Vermeulen, 1998 b]. Il existe cependant des différences que nous considérons comme significatives pour maintenir distinctes ces deux espèces :

- chez *Discoidellia mariolae* (NICKLÈS, 1890) les côtes internes espacées sont absentes ou à peine exprimées alors que chez *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860) elles sont souvent bien exprimées, tuberculeuses à leur extrémité externe et apparaissent à un stade ontogénique nettement plus précoce ;

- chez *Discoidellia mariolae* (NICKLÈS, 1890) les côtes externes sont plus rigides, plus plates et beaucoup plus larges que chez *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860) ;

- les tubercules latéro-ventraux sont très fortement pincés en clavis dans le sens spiral chez *Discoidellia mariolae* (NICKLÈS, 1890), alors qu'ils sont beaucoup moins pincés et moins allongés dans le sens spiral chez *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860) ;

- le spécimen n° 414081 montre que *Discoidellia mariolae* (NICKLÈS, 1890) est l'ultime espèce du genre *Discoidellia* VERMEULEN, 1995 et sa phase acméique se situe dans la Zone à *Avramidiscus kiliani*, Sous-Zone à *Psilotissotia colombiana*, tandis que les spécimens typiques de *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860), ont une fréquence maxima dans la Zone à *Pseudothurmannia mortilleti*, Sous-Zone à *Pseudothurmannia picteti*.

Ces différences, peu relevées jusqu'à présent, nous permettent de considérer *Discoidellia mariolae* (NICKLÈS, 1890) et *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860) comme deux espèces distinctes.

Origine et devenir : au rang spécifique, l'origine de *Discoidellia mariolae* (NICKLÈS, 1890) reste à préciser ; elle pourrait avoir comme ancêtre lointain une population de la Zone à *Balearites balearis*, représentée par le spécimen n° 23266 de la collection G. Autran [Autran, 1993]. D'autre part, un fragment d'ornementation intermédiaire entre *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860) et *Discoidellia mariolae* (NICKLÈS, 1890), qui pourrait être interprété comme preuve de parenté, a été récolté dans les niveaux à *Pseudothurmannia* pyriteux de la Querola près Cocentaina, Espagne.

Discoidellia mariolae (NICKLÈS, 1890) n'a probablement pas de descendance.

DISCOIDELLIA vermeuleni CECCA,
FARAONI & MARINI, 1998

Nous avons récolté un spécimen mal conservé qui peut être attribué à l'espèce de Cecca *et al.* ; il provient du banc n° 536/047 de la coupe n° 047, ravin de Descouère, La Baume près Castellane, où il était associé à *Discoidellia* aff. *cocentainensis* sp. nov., *Buergliceras apenninica* (CECCA, FARAONI & MARINI, 1998), *Pseudothurmannia* cf. *sarasini* (SARKAR, 1955), *Pseudothurmannia edouardi* (HONNORAT-BASTIDE, 1889) et *Hamulina* gr. *alpina* D'ORBIGNY, 1852. Cette association permet de corréler ce banc avec le niveau Faraoni [Cecca *et al.*, 1998] de la Zone à *Pseudothurmannia mortilleti*. J. F. Lapeyre a récolté un spécimen affine dans le banc n° 540/047.

1.5. Genre *BUERGLICERAS* ETAYO SERNA, 1968

Générotype : le générotype est *Buergliceras buergli* ETAYO SERNA, 1968.

Dénomination : genre dédié au professeur H. Bürgli de la Faculté des Sciences de l'Université Nationale de Colombie [Etayo-Serna, 1968].

Diagnose : genre constitué d'espèces à coquilles très involutes, à ombilic presque fermé. La section transversale de l'ouverture, plus haute que large, est plus ou moins large selon les espèces et la robustesse des spécimens. Le maximum d'épaisseur est situé vers le milieu des flancs. Les côtes sont larges, droites ou peu flexueuses et traversent les flancs en restant généralement simples ; elles se terminent, chez certaines espèces, par des clavi latéro-externes larges. Chez le jeune le ventre est convexe, caréné ou non. Chez l'adulte, il est bien délimité par les clavi latéro-ventraux lorsqu'ils existent ; sa section transversale est plus ou moins tectiforme selon les espèces. La ligne siphonale est sub-carénée à carénée ; elle peut-être ondulée longitudinalement à cause de l'existence de clavi siphonaux plus ou moins larges selon la robustesse des individus. L'ombilic est presque fermé. La ligne de suture n'a pas été étudiée.

Remarque : l'adjectif nicklesiforme qualifiant les tours juvéniles non costulés est dérivé de *Nicklesia* et non de l'espèce *Kotetishvilia nicklesi* HYATT, 1903, comme le pensent les auteurs italiens [Cecca *et al.*, 1998, p. 86]. Cet adjectif qualifie essentiellement un ventre arrondi comme le précise F. Etayo Serna (traduction) : « Le déroulement ontogénique de ces formes est d'un grand intérêt ; leurs premiers stades " nicklesiformes " corroborent les idées de Gignoux [1920, p. 140-141] au sujet de la provenance des Pulchelliidae à double carène et ornées à partir de types ancestraux lisses... » [Etayo Serna, 1968, p. 63]. L'interprétation faite par les auteurs italiens [« nicklesi-like » in Cecca *et al.*, 1998] n'est pas conforme aux propos de M. Gignoux et de F. Etayo Serna ; elle ne peut donc pas être suivie.

Contenu spécifique : dans le genre *Buergliceras* ETAYO SERNA, 1968 nous classons les espèces *Buergliceras buerglii* ETAYO SERNA, 1968, *Buergliceras maxima* BÜRGL, 1956 ainsi que *Buergliceras apenninica* CECCA, FARAONI & MARINI, 1998. Cette dernière espèce est classée dans ce genre dans l'attente d'une meilleure compréhension de sa position phylétique ; son ornementation est beaucoup plus proche des morphotypes gracieux de *Buergliceras buerglii* ETAYO SERNA, 1968 que de celle des *Psilotissotia* du Barrémien basal.

Évolution : le genre *Buergliceras* ETAYO SERNA, 1968 s'est probablement réalisé à partir de certaines *Discoideilia* de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus* qui, dans leur tours juvéniles, présentent une costulation proche de celle des tours adultes des *Buergliceras*.

Répartition stratigraphique : la répartition stratigraphique précise du genre *Buergliceras* ETAYO SERNA, 1968 n'est pas encore connue avec précision. Dans sa description initiale, Etayo Serna [1968] situe *Buergliceras buerglii* ETAYO SERNA, 1968 dans le Barrémien basal.

Les faunes récoltées avec l'espèce générotypique par F. Etayo Serna, « *Acrioceras* » *julivertii* ETAYO SERNA,

1968 et « *Crioceratites (Pseudothurmannia)* » *portarum* ETAYO SERNA, 1968 ne sont pas connues dans le domaine méditerranéen. L'ornementation de la spire de « *Acrioceras* » *julivertii* ETAYO SERNA, 1968 rappelle celle de *Vasicekites evolutus* (FALLOT & TERMIER, 1923) et l'aspect sub-pseudothurmanniforme de « *Crioceratites (Pseudothurmannia)* » *portarum* ETAYO SERNA, 1968 évoque les faunes de l'Hauterivien sommital du Sud-Est de la France ; c'est à ce niveau que nous avons récolté *Buergliceras apenninica* (CECCA, FARAONI & MARINI, 1998).

Plus récemment, P. Patarroyo précise que « à partir de la couche à *Buergliceras buerglii* ETAYO SERNA, la prolifération de *Nicklesia pulchella* est notoire » (traduit de Patarroyo, 2000 a, p. 791).

Affinités et différences : le genre *Buergliceras* ETAYO SERNA, 1968 diffère du genre *Discoideilia* VERMEULEN, 1995 par sa costulation constituée essentiellement de côtes simples et larges traversant la totalité de la hauteur des flancs. Il en diffère aussi, par ses clavis latéro-ventraux mieux exprimés et, lorsqu'ils existent, par des clavi siphonaux généralement plus vigoureux. Il en diffère également par sa répartition stratigraphique limitée à l'Hauterivien terminal et au Barrémien inférieur.

BUERGLICERAS buerglii ETAYO SERNA, 1968

Pl. 11, fig. 1-3

Synonymie

1968 – *Buergliceras buerglii* especie nueva ; ETAYO SERNA, p. 64, Pl. 6, fig. 1-9.

1996 – *B. buerglii* ; Wright, Callomon et Howarth, p. 111, fig. 85, 5a-c.

1999 – *Buergliceras buerglii* ETAYO SERNA ; Patarroyo Gama, p. 44-46, Pl. 1, fig. 1-4.

Holotype : Etayo-Serna [1968] a désigné comme holotype le spécimen n° FEST 3 récolté à la Loma de Monsalve, région de Villa de Leiva, Colombie, déposé au Muséum d'Ingeominas. Ce spécimen est refiguré plus tard par Patarroyo Gama [1999, Pl. 1, fig. 3].

Dénomination : cette espèce est dédiée au professeur H. Bürgl, de la Faculté des Sciences de l'Université Nationale de Colombie [Etayo-Serna, 1968].

Localité type : coupe de la Loma de Monsalve, région de Villa de Leiva, Colombie.

Strate type : nous désignons comme strate type le banc de la coupe de la Loma de Monsalve dans lequel a été prélevé l'holotype de *Buergliceras buerglii* ETAYO SERNA, 1968 [Etayo-Serna, 1968, p. 53, fig. 2].

Répartition stratigraphique : Etayo-Serna [1968] situe son espèce dans le Barrémien basal. Patarroyo [2000 a ; 2000 b] la situe à la base de la Zone à *Nicklesia pulchella*.

Matériel étudié : les spécimens n° ID 3192 et ID 3193 de Leiva, Colombie, de la collection M. Breistroffer.

Mensurations

Nous reportons ici les mensurations prises par Etayo-Serna [1968, p.64].

N°	DC	D	HC	H	E	N	TS	100 E/H
F.E.S.T.3	/	50	/	30	21	6	7*	70
F.E.S.T.4	/	45	/	26	16	7	/	61,5
L.Y.22/1	/	35	/	19	/	6?	/	/
L.Y.22/2	/	25	/	14	9	4L	/	64,3
ID3192	61,2	/	/	35,7	27	6	8	75,6
M108	60,5	58,7	36,5	34,5	29,4	6	9	85,2
M109	33,4	31,7	18,4	16,5	14	9	11	84,8

DC : diamètre mesuré sur les clavi siphonaux ; D : diamètre mesuré entre les clavi siphonaux ; HC : hauteur du tour mesurée sur les clavi siphonaux ; H : hauteur du tour mesurée entre les clavi siphonaux ; TS : nombre de tubercules siphonaux sur le dernier demi-tour.

Diagnose : espèce à coquille très involute, à ombilic presque fermé. La section transversale de l'ouverture est plus ou moins large selon la robustesse des spécimens. Le maximum d'épaisseur est situé vers le milieu des flancs. Les côtes sont larges et droites ; elles traversent les flancs en restant généralement simples et elle se terminent par des clavi latéro-ventraux larges et vigoureux. Les tubercules latéraux sont généralement absents. Ils sont parfois remplacés, chez les morphotypes robustes, par une augmentation de la vigueur des côtes. Chez le jeune le ventre est convexe, comme celui du jeune de *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841). Vers la fin du stade juvénile et chez l'adulte, il est bien délimité par les clavi latéro-ventraux. Lorsque les clavi latéro-ventraux apparaissent, la section transversale du ventre est tectiforme ; elle peut devenir concave de part et d'autre de la ligne siphonale. La ligne siphonale possède une carène qui apparaît presque en même temps que les tubercules siphonaux et avant les clavi latéro-ventraux ; elle peut-être ondulée longitudinalement, à cause de l'existence de clavi siphonaux plus ou moins larges selon la robustesse des individus, et qui alternent avec les clavi latéro-ventraux. L'ombilic est presque fermé. La ligne de suture n'a pas été étudiée.

Descriptions : spécimen n° M108 ; spécimen totalement cloisonné, observable à partir de 16,5 mm de hauteur de tour ; à ce stade, et jusqu'à l'ouverture, les côtes sont simples, espacées et de direction radiale. Elles naissent à la base des flancs puis se dirigent vers le

milieu des flancs en s'élargissant et en augmentant de relief. Leur partie sommitale est faiblement convexe et tend à s'aplatir vers l'ouverture. À la mi-flanc, ces côtes acquièrent leur maximum de relief et y prennent un aspect sub-tuberculé. Sur la moitié externe des flancs elles s'élargissent fortement en s'aplatissant et en perdant leur vigueur. Entre leur maximum de relief et les arêtes des clavi latéro-ventraux, de la partie la plus jeune à l'ouverture, leur partie sommitale, légèrement concave au début, tend à s'aplatir. En atteignant la région latéro-ventrale, elles se surélèvent pour former des clavi latéro-ventraux vigoureux, très larges et carénés. les pans droit et gauche de la section transversale tectiforme du ventre sont concaves ; leur concavité s'accroît de la partie la plus jeune jusqu'à l'ouverture. Les clavi siphonaux deviennent de plus en plus vigoureux avec l'âge ; corrélativement, leur arête siphonale devient de plus en plus convexe. L'ombilic, recouvert par la gangue, nous paraît presque fermé.

Spécimen n° M109 : ce spécimen permet d'observer les caractères juvéniles, non visibles sur le spécimen précédent, vu sa grande taille. La coquille est observable à partir d'une hauteur de tour de 9 mm environ. À ce stade les flancs sont lisses, sauf dans la région latéro-ventrale où ils présentent de très faibles ondulations visibles surtout sur le moule interne. Le ventre est convexe et la ligne siphonale est à peine surélevée.

Vers 10 mm, et jusqu' à 13 mm de hauteur de tour, les flancs ne sont pas costulés. Sur le moule interne, la région latéro-ventrale est ornée de très discrètes lyres spirales. Les faibles ondulations latéro-ventrales, visibles au stade antérieur, deviennent progressivement plus fortes. En même temps, la ligne siphonale s'élève et s'orne de clavi siphonaux discrets qui réalisent une carène mousse et ondulée. Ces clavi siphonaux ne sont pas en vis-à-vis avec les ondulations latéro-ventrales. La section transversale du ventre devient progressivement tectiforme. Deux ébauches de sillons intercostaux sont visibles un peu avant la fin de ce stade.

À partir de 13 mm, et jusqu' à 16 mm de hauteur de tour, les flancs s'ornent de côtes larges, espacées dont le maximum de relief se situe vers la mi-flanc. Les ondulations latéro-ventrales du stade précédent se transforment en tubercules vigoureux très légèrement allongés dans le sens spiral. Les clavi siphonaux, dont la succession reste toujours indépendante de celle des tubercules latéro-externes, deviennent plus vigoureux et plus allongés longitudinalement. La section transversale du ventre est tectiforme et ses deux côtés, droit et gauche, deviennent de plus en plus concaves. Une costulation intercalaire fine, sporadique, apparaît entre les deux dernières côtes de ce stade.

À partir de 16 mm de hauteur de tour, des côtes de direction radiale naissent à la base des flancs ; elles se dirigent vers la mi-flanc en s'élargissant et en prenant une direction légèrement proverse. De la base des flancs à la mi-flanc leur relief augmente. La moitié interne des flancs, sur les côtes, est très faiblement convexe, puis

plate, et ensuite très légèrement concave. Sur la moitié externe des flancs les côtes prennent une direction rétroverse puis, progressivement, s'orientent vers une direction radiale qu'elles acquièrent juste avant l'ouverture. De la mi-flanc à la région latéro-externe les côtes continuent de s'élargir mais elles diminuent de relief et s'aplatissent. Leur ligne sommitale est très légèrement concave ; elles atteignent la région latéro-ventrale où elles forment des clavi très allongés longitudinalement et sub-carénés. Les clavi siphonaux sont bien exprimés et très allongés longitudinalement. Les côtés droit et gauche du ventre, de section transversale tectiforme, sont fortement concaves.

À tous les stades costulés, les flancs sont convexes au fond des sillons intercostaux.

L'ombilic est presque fermé.

Variabilité intraspécifique : le nombre de côtes par tour de spire est variable ainsi que la vigueur des tubercules siphonaux qui restent cependant toujours bien exprimés. Les spécimens appartenant au morphotype robuste ont des renflements latéraux des côtes qui sont généralement plus vigoureux que ceux des spécimens plus graciles.

Affinités et différences : *Buergliceras buerglii* ETAYO SERNA, 1968 diffère de *Buergliceras apenninica* CECCA, FARAONI & MARINI, 1998 par des côtes plus vigoureuses et moins flexueuses au stade adulte. Il en diffère également par l'existence de clavi siphonaux vigoureux.

Buergliceras buerglii ETAYO SERNA, 1968 diffère de *Buergliceras maxima* BÜRL, 1956 par ses côtes mieux délimitées et par ses clavi latéro-ventraux et siphonaux vigoureux. En l'état des connaissances, *Buergliceras buerglii* ETAYO SERNA, 1968 est une espèce plus ancienne que *Buergliceras maxima* BÜRL, 1956 ; toutefois, nous n'excluons pas la possibilité que *Buergliceras buerglii* ETAYO SERNA, 1968 puisse représenter le morphotype robuste de *Buergliceras maxima* BÜRL, 1956, mais ceci reste à confirmer.

Le port de certains spécimens graciles de *Buergliceras buerglii* ETAYO SERNA, 1968 se rapproche de celui de certains spécimens de *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860) ; l'espèce colombienne en diffère alors par des côtes larges, qui restent simples, larges et serrées sur toute la hauteur des flancs et qui ne portent pas de tubercule latéral ; elle en diffère aussi par des clavi latéro-ventraux et siphonaux mieux exprimés et plus vigoureux.

Origine et devenir : *Buergliceras buerglii* ETAYO SERNA, 1968 est peut-être une espèce migrante en Colombie, issue soit de *Buergliceras apenninica* (CECCA, FARAONI & MARINI, 1998), soit de *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860), ou peut-être d'une espèce inconnue congénérique, plus récente que celle des auteurs italiens qui décrivent et figurent également, sous le nom de *Psilotissotia (Buergliceras) favrei*, un spécimen affine au type de l'espèce générique de

Buergliceras. Compte-tenu du peu de spécimens disponibles pour étudier l'évolution des espèces du genre, l'hypothèse d'une origine de *Buergliceras buerglii* ETAYO SERNA, 1968 à partir d'une espèce actuellement non connue du genre *Discoidellia* VERMEULEN, 1995 ne peut être écartée.

BUERGLICERAS maxima BÜRL, 1956

Pl. 10, fig. 2, 3

Synonymie

1956 – *Psilotissotia maxima* n. sp. ; Bürgl, p. 86, 87, Pl. XXVI, fig. 1.

? 1956 – *Psilotissotia maxima* n. sp. ; Bürgl, p. 86, 87, Pl. XXVI, fig. 2.

Holotype : Bürgl [1956] a désigné comme holotype le spécimen n° HB 559/39 de la hacienda San Vicente près Leiva, Colombie.

Dénomination : pour sa très grande taille, comparée aux espèces du genre *Psilotissotia* HYATT, 1900 dans lequel H. Bürgl a initialement classé cette espèce.

Localité type : Hacienda San Vicente près de Villa de Leiva, Colombie.

Strate type : non précisée.

Répartition stratigraphique : si la position stratigraphique indiquée par H. Bürgl, Barrémien inférieur haut, est correcte, *Buergliceras maxima* (BÜRL, 1956) est l'espèce ultime du genre et donc de la sous-famille des BUERGLICERATINAE. Remarquons que cette citation est associée à la citation peut-être erronée de *Nicklesia colombiana* (D'ORBIGNY, 1842) et *Arnaudiella malladae* (NICKLÈS, 1894) dans le même niveau, ce qui laisse planer un doute sur la position stratigraphique exacte de cette espèce.

Matériel étudié : le spécimen n° ID 3191 de Leiva, Colombie (collection M. Breistroffer).

Mensurations

N°	D	H	E	N	100 E/H
HB559/39	85	50	32	/	64
ID 3191	79,8	46,2	28,7	6	62,1

Diagnose : espèce à coquille involute, à section moyennement épaisse et élevée. Section transversale du ventre sub-ogivale. Les côtes peu nombreuses sont très larges et mousses ; elles s'arrêtent sur la région latéro-ventrale et peuvent devenir plus vigoureuses dans la région médiane des flancs. Ventre lisse à région siphonale subcarénée et ornée de clavi peu élevés et peu vigoureux. Ombilic fermé.

Description : spécimen n° ID 3191 ; spécimen très involute, visible sur presque tout le dernier tour. La coquille recouvre presque tout le côté droit, alors que sur le côté gauche le moule interne est encroûté. Les flancs sont convexes et les côtes naissent à la base des flancs. La section transversale des tours est plus haute que large et tectiforme dans sa partie ventrale.

Sur le premier tiers de tour observable et jusque vers 34 mm de hauteur, les côtes s'élargissent très rapidement et sont cunéiformes ; leur maximum de largeur est atteint sur la région latéro-ventrale où elles s'arrêtent brusquement en formant des clavi mousses. Le ventre tectiforme est très légèrement déprimé au niveau des sillons intercostaux et dans le sens de ces sillons ; sur la ligne siphonale il est orné de clavi subcarénés, allongés longitudinalement, qui donnent au spécimen un profil ventral festonné.

Entre 34 mm et 41,3 mm de hauteur de tour, sur un peu moins d'un quart de tour, les côtes sont beaucoup plus étroites que précédemment et en même temps les clavi siphonaux sont moins allongés qu'au stade précédent.

Au-delà de 41,3 mm de hauteur de tour et jusqu'à l'ouverture, les côtes reprennent leur très forte croissance en largeur et les clavi siphonaux redeviennent très allongés longitudinalement. Les clavi siphonaux sont réalisés indépendamment de la succession des côtes. Les sillons intercostaux assez larges et peu profonds divergent plus ou moins en fonction de l'accroissement en largeur des côtes.

La ligne de suture n'est pas étudiable.

Variabilité intraspécifique : les spécimens connus de *Buergliceras maxima* (BÜRL, 1956) sont peu nombreux ; ils ne permettent pas d'étudier avec précision sa variabilité intraspécifique. Cette espèce possède des caractères ornementaux très proches de ceux de *Buergliceras buerglii* ETAYO SERNA, 1968 et les variations morphologiques connues dans les autres espèces de la famille des PULCHELLIIDAE nous permettent d'émettre l'hypothèse selon laquelle le morphotype robuste de *Buergliceras maxima* (BÜRL, 1956) serait représenté par *Buergliceras buerglii* ETAYO SERNA, 1968. Si cette hypothèse est exacte, les deux espèces actuellement distinguées devraient avoir la même position stratigraphique.

Affinités et différences : le spécimen de la collection M. Breistroffer que nous avons étudié et la description et les figurations originales, amènent l'exclusion de cette espèce du genre *Psilotissotia* HYATT, 1900 ; nous la classons dans le genre *Buergliceras* ETAYO SERNA, 1968, avec des espèces dont les caractéristiques ornementales sont plus proches.

Origine et devenir : *Buergliceras maxima* (BÜRL, 1956), si la position stratigraphique indiquée par H. Bürgl est correcte, pourrait être issue de *Buergliceras buerglii* ETAYO SERNA, 1968. Dans le cas contraire,

l'espèce de F. Etayo Serna pourrait ne représenter que le morphotype robuste de *Buergliceras maxima* (BÜRL, 1956) et les suppositions avancées pour trouver l'origine de *Buergliceras buerglii* ETAYO SERNA, 1968 seraient donc applicables à *Buergliceras maxima* (BÜRL, 1956).

Buergliceras maxima (BÜRL, 1956) ne semble pas avoir eu de descendance.

Aire de distribution : *Buergliceras maxima* (BÜRL, 1956) n'a été récoltée jusqu'à présent qu'en Colombie.

BUERGLICERAS apenninica
(CECCA, FARAONI & MARINI, 1998)

Pl. 9, fig.6

Synonymie

- 1998 – *Psilotissotia apenninica* n. sp. ; Cecca, Faraoni et Marini, p. 83-85, Pl. 4, fig. 21-23, 28, 29, 38.
- ? 1998 – *Psilotissotia apenninica* n. sp. ; Cecca, Faraoni et Marini, p. 83-85, Pl. 4, fig. 20, 24-27, 30, 31, 36, 37.
- ? 1998 – *Psilotissotia (Psilotissotia) aff. apenninica* n. sp. ; Cecca, Faraoni et Marini, p. 85, Pl. 4, fig. 32-35.
- 1998b – *Psilotissotia* nov. sp. indet. ; Vermeulen, Pl. 1, fig. 3.

Holotype : le spécimen n° RS 21, désigné et figuré par Cecca *et al.*, p. 83, Pl. 4, fig. 22 a, b, de Stirpeto, Monte Nerone, collection P. Faraoni, Ancona, Italie.

Paratypes : les spécimens [Cecca *et al.*, 1998] n° PE 379, Pl. 4, fig. 21 ; PE 439, Pl. 4, fig. 23 ; P 726, Pl. 4, fig. 25 ; AP 18, Pl. 4, fig. 28 ; A 8, Pl. 4, fig. 29 ; P 718, Pl. 4, fig. 38, Monte Petrano, collection P. Faraoni, Ancona, Italie.

Paratypes douteux : les spécimens [Cecca *et al.*, 1998] n° P 40, Pl. 4, fig. 20 ; A 61, Pl. 4, fig. 24 ; A 60, Pl. 4, fig. 26 ; P 211, Pl. 4, fig. 30 ; AP 6, Pl. 4, fig. 31 ; P 39, Pl. 4, fig. 36 ; AP 12, Pl. 4, fig. 37 du Monte Petrano et le spécimen n° RS 103, Pl. 4, fig. 27a, b de Stirpeto, collection P. Faraoni, Ancona, Italie.

Dénomination : du nom de la chaîne montagneuse où a été découverte la population type.

Localité type : Stirpeto, flanc sud du Mont Nerone, Marche Apennins, Italie.

Strate type : non précisée. F. Cecca, P. Faraoni et A. Marini ont simplement défini comme niveau type la sous-zone à *Pseudothurmannia catulloi* dans la Zone à *Pseudothurmannia angulicostata* [Cecca *et al.* 1998]. Nous désignons le banc n° 536/047, de la coupe n° 047 du ravin de Descouère près La Baume, comme strate

type de l'espèce. Ce banc, situé dans une coupe fossilifère, occupe une position élevée dans la Zone à *Pseudothurmannia catulloi* [sensu Hoedemaeker 1994].

Localisation stratigraphique : cette espèce n'est actuellement connue que dans le niveau Faraoni de l'Hauterivien terminal.

Matériel étudié : les spécimens fragmentaires n° 414322 et 414656, du banc n° 536/047, ravin de Descouère près La Baume, Alpes de Haute-Provence.

Mensurations [d'après Cecca *et al.*, 1998, modifié]

N°	D	H	E	100 E/H
RS 21 (T)	29	17	8	47,1
A 8	33,5	17,5	8,5	48,6
P 39	16	10	5*	50
AP 9	20	13	5*	38,5
AP 10	19	11	4,5	40,9
P 718	23,5	14	7*	50
P 728	24*	14*	7	50
PE 379	32	19	8	42,1

(T) : holotype ; * : valeurs approximatives selon Cecca *et al.*, 1998.

Diagnose : espèce à port involute et discoïde, avec un maximum d'épaisseur situé vers le milieu des flancs. L'ornementation est constituée de côtes espacées, plus ou moins larges selon la robustesse ou la gracilité des individus. Ces côtes naissent sur la moitié interne ou vers le milieu des flancs et se renforcent progressivement en se dirigeant vers la région latéro-externe où elles forment des tubercules de vigueur variable. Le ventre est arrondi et la région siphonale sub-anguleuse. Elle pourrait parfois être carénée [Cecca *et al.*, 1988]. L'ombilic est fermé.

Description : spécimen 414656 ; spécimen fragmentaire, involute et discoïde, conservé sur environ un tiers de tour, jusqu'à une hauteur de 17 mm. La moitié interne des flancs est lisse. La costulation, très discrète, naît vers la base de la moitié externe des flancs. Les côtes mousses ne sont bien visibles que sur le tiers externe des flancs ; elles se renforcent en atteignant la région latéro-ventrale et y forment des nodosités mousses très espacées au nombre de 6 sur la partie conservée. On distingue entre ces nodosités quelques ondulations très faibles et irrégulières. Le ventre est arrondi. La ligne de suture n'est pas visible.

Variabilité intraspécifique : cette variabilité est bien caractérisée par les spécimens italiens récemment figurés [Cecca *et al.*, 1998]. La variabilité des spécimens jeunes, que nous n'avons pas étudiés, est très forte. À un stade ontogénique plus avancé, les morphotypes graciles, comme l'holotype, ont des côtes fines, légèrement flexueuses et espacées [Cecca *et al.*, 1998, Pl. 4, fig. 21, 22, 38] alors que les morphotypes

robustes possèdent des côtes beaucoup plus larges, droites ou flexueuses, mais toujours espacées [Cecca *et al.*, 1998, Pl. 4, fig. 28 et spécimen n° 414322]. Des morphotypes intermédiaires existent [Cecca *et al.*, 1998, Pl. 4, fig. 29 et spécimen n° 414656].

Affinités et différences : nous avons mis en synonymie douteuse les spécimens sans tubercules latéro-ventraux figurés par Cecca *et al.* [1998] ; en effet, au vu des figurations, certains de ces spécimens pourraient être attribués à *Discoideilia pseudobertrandi* CECCA, FARAONI & MARINI, 1998, en particulier ceux des figures 20, 25, 26 et 35.

Pour son ornementation aux stades juvénile tardif et adulte cette espèce est rangée dans le genre *Buergliceras* ETAYO SERNA, 1968. Les tours jeunes de cette espèce ressemblent parfois à ceux de *Discoideilia pseudobertrandi* CECCA, FARAONI & MARINI, 1998 ; ils ressemblent aussi parfois aux tours jeunes de *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880). Ces convergences morphologiques traduisent un fond génétique commun, donc des parentés, directes ou proches.

Le stade costulé ne peut pas être confondu avec celui d'une autre espèce, sauf si on ne dispose que de fragments adultes de morphotypes robustes dont les flancs seuls sont conservés. Dans ce cas une confusion est possible avec *Buergliceras buerglii* ETAYO SERNA, 1968 qui possède cependant des côtes plus vigoureuses que celles de *Buergliceras apenninica* (CECCA, FARAONI & MARINI, 1998).

Origine et devenir : l'origine, au rang spécifique, de *Buergliceras apenninica* (CECCA, FARAONI & MARINI, 1998) est actuellement inconnue. Son devenir est inconnu. Nous remarquons que *Buergliceras apenninica* (CECCA, FARAONI & MARINI, 1998) paraît avoir une position stratigraphique inférieure à celle de *Buergliceras buerglii* ETAYO SERNA, 1968 ; elle pourrait donc être un ancêtre de l'espèce colombienne.

Aire de distribution : *Buergliceras apenninica* (CECCA, FARAONI & MARINI, 1998) a été récoltée dans les Apennins (Italie) et dans le Sud-Est de la France.

« *AMMONITES* » *masylaeus* COQUAND, 1852

Synonymie

- 1852 – *Ammonites Masylaeus*, Coquand ; Coquand, p. 430-431, Pl. 14, fig. 14, 15.
- 1854 – *Ammonites Masylaeus* (Coquand); Coquand, p. 142, Pl. III, fig. 14, 15.
- 1862 – *Ammonites Masylaeus* H. Coq.; Coquand, Pl. I, fig. 25, 26.

Cette « espèce » a été décrite et figurée trois fois par son inventeur sur une période de dix ans. Les descriptions sont identiques et la costulation fasciculée est celle d'une *Discoideilia*.

Les figurations caractérisent une espèce à côtes simples et à ombilic ouvert ce qui est en **contradiction fondamentale** avec la description. Ces figurations la rapprocheraient plutôt d'un morphotype gracile d'une espèce de *Buergliceras*.

Ces erreurs flagrantes, signalées déjà par Sarasin et Schöndelmayer [1901], puis par Gignoux [1920] ont été répétées sans changement à trois reprises par l'inventeur de l'espèce ; malgré cela, certains auteurs utilisent parfois cette espèce infondée en se référant au dessin original.

En conséquence, cette espèce très mal caractérisée et basée seulement sur un dessin original subjectif ne correspondant pas à la description originale, ne peut donc pas être taxinomiquement valable. Seule l'étude de l'holotype, permettrait de définir correctement cette espèce ; dans l'attente de cette étude éventuelle, nous préconisons son abandon. Les spécimens considérés comme appartenant à cette espèce par les auteurs

peuvent être classés dans les autres espèces déjà décrites, ou dans une espèce nouvelle si nécessaire.

1.6. Conclusions à l'étude des BUERGLICERATINAE VERMEULEN, 1995

La découverte de *Discoidellia pouponi* VERMEULEN, 1999 nous a permis de découvrir la parenté directe entre les genres *Subsaynella* SPATH, 1923 et *Discoidellia* VERMEULEN, 1995.

Cette parenté a deux conséquences essentielles :

- Le genre *Subsaynella* SPATH, 1923 s'intègre naturellement dans la famille des PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.* et plus précisément dans la sous-famille des BUERGLICERATINAE VERMEULEN, 1995 ;
- Le genre *Subsaynella*, dont l'origine précise est encore mal connue, a des affinités ornementales avec le stade jeune de *Saynella clypeiformis* (D'ORBIGNY, 1841) qui disparaît juste avant l'apparition des premières

	ZONES	RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE	
BARRÉMIEN INFÉRIEUR p. p.	<i>Nicklesia pulchella</i>		?
	<i>Kotetishvilia nicklesi</i>		<i>Buergliceras buerglii</i> ~?
	<i>Avramidiscus kiliani</i>		
HAUTERIVIEN SUPÉRIEUR	<i>Pseudothurmannia mortilleti</i>		
	<i>Spathicrioceras angulicostatum</i>		
	<i>Balearites balearis</i>	<i>Subsaynella mimica</i> <i>Subsaynella begudensis</i> <i>Subsaynella subcarinata</i> <i>Thieuloyceras autrani</i> <i>Thieuloyceras aff. densecostatum</i> <i>Discoidellia ? sp., forme primitive ?</i> <i>Discoidellia pouponi</i> <i>Discoidellia couratieri</i>	<i>Discoidellia cocentainensis</i> <i>Discoidellia favrei</i> <i>Discoidellia mariolae</i> <i>Buergliceras apenninica</i>
	<i>Plesiospitidiscus ligatus</i>	<i>Subsaynella sayni</i>	
	<i>Subsaynella sayni</i>		

TABEAU 6.– Répartition stratigraphique des BUERGLICERATINAE VERMEULEN, 1995.

Subsaynella ; une parenté *Saynella* – *Subsaynella* est donc probable.

Un lien direct entre les PULCHELLIIDAE et les ENDEMOCERATIDAE SCHINDEWOLF, 1966 *nom. transl.* VERMEULEN, 1996 est donc hautement probable et une appartenance des PULCHELLIIDAE aux DESMOCERATA-CEAE n'est donc plus justifiée.

Le genre *Buergliceras* ETAYO SERNA, 1968 créé pour des spécimens colombiens existe aussi dans le domaine méditerranéen. Issu probablement du genre *Discoidellia* VERMEULEN, 1995, peut-être par néoténie, il est bien représenté dans la partie terminale de l'Hauterivien du domaine méditerranéen par *Buergliceras apenninica* (CECCA, FARAONI & MARINI, 1998).

Bien que les répartitions stratigraphiques des différentes espèces de BUERGLICERATINAE VERMEULEN, 1995 soient généralement bien connues (tableau 6), il est actuellement difficile d'établir des filiations spécifiques précises. L'étude des liens phylétiques existant entre les différentes espèces ne pourra donc progresser qu'à partir d'un matériel récolté strictement banc par banc, notamment pour celles des genres *Discoidellia* VERMEULEN, 1995 et *Buergliceras* ETAYO SERNA, 1968 qui ne sont représentées généralement que par de petites populations sporadiques.

2.– SOUS-FAMILLE DES PSILOTISSOTIINAE VERMEULEN, 1995

Dans l'Hauterivien terminal apparaissent des espèces du genre *Discoidellia* VERMEULEN, 1995 marquant le lien phylétique entre les BUERGLICERATINAE VERMEULEN, 1995 et les PSILOTISSOTIINAE VERMEULEN, 1995. Des spécimens en ont été figurés [Cecca *et al.*, 1998] ; *Discoidellia pseudobertrandi* CECCA, FARAONI & MARINI, 1998 réalise au stade juvénile une ornementation proche de celle des espèces du genre *Psilotissotia* HYATT, 1900, alors qu'au stade adulte son ornementation est typiquement celle d'une *Discoidellia*. *Discoidellia vermeuleni* CECCA, FARAONI & MARINI, 1998 réalise au stade juvénile une ornementation proche de celle des espèces anciennes du genre *Arnaudiella* VERMEULEN, 1995, alors qu'au stade adulte son ornementation est semblable à celle de *Discoidellia pseudobertrandi* CECCA, FARAONI & MARINI, 1998.

Pour leur ornementation au stade adulte, pour leur taille comparable à celle de certaines espèces du genre *Discoidellia* VERMEULEN, 1995 et pour l'antériorité de leur classification originale, nous classons ces deux espèces, aux caractères intermédiaires entre les BUERGLICERATINAE VERMEULEN, 1995 et les PSILOTISSOTIINAE VERMEULEN, 1995, dans le genre *Discoidellia* VERMEULEN, 1995. Nous les interprétons comme témoins d'une cladogenèse qui sépare les *Psilotissotia* HYATT, 1900 et les *Arnaudiella* VERMEULEN, 1995 des *Discoidellia* VERMEULEN, 1995. Ce processus évolutif fait apparaître deux lignées primitives qui, avec une

origine commune, réalisent ainsi les deux premières directions évolutives nouvelles de la Sous-Famille des PSILOTISSOTIINAE VERMEULEN, 1995.

Trois directions évolutives principales caractérisent cette sous-famille :

- la réalisation des espèces bicarénées du genre *Subpulchellia* HYATT, 1903, à partir des espèces primitives monocarénées du genre *Psilotissotia* HYATT, 1900 ;
- la réalisation, dans le genre *Arnaudiella* VERMEULEN, 1997, d'espèces à ventre plus ou moins plat et à côtes surplombantes dans la région latéro-ventrale, à partir d'espèces à côtes larges et arrondies ;
- la réalisation des espèces bicarénées du genre *Kotetishvilia* VERMEULEN, 1997, à partir des espèces à côtes larges et arrondies du genre *Arnaudiella* VERMEULEN, 1997.

2.1. Genre *PSILOTISSOTIA* HYATT, 1900

Générotpe : A. Hyatt a désigné *Psilotissotia chalmasi* (NICKLÈS, 1890), espèce mise en synonymie mineure [Vermeulen, 1996 a] de *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880).

Diagnose : genre regroupant des espèces à coquilles discoïdes, involutes, à flancs convexes, à poutour parfois polygonal et à section transversale des tours plus haute que large. Au stade juvénile acostulé le ventre est arrondi ; il peut le rester aux stades ontogéniques ultérieurs, ou s'orner d'une carène siphonale aiguë mais peu élevée. Les côtes sont généralement fines, fasciculées ou indépendantes ; sur certains individus elles peuvent devenir plus larges. L'ombilic est petit, presque fermé.

Contenu spécifique : le genre *Psilotissotia* HYATT, 1900 comprend les espèces *Psilotissotia colombiana* (D'ORBIGNY, 1842) et *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880).

Origine et devenir : le genre *Psilotissotia* HYATT, 1900 est issu du genre *Discoidellia* VERMEULEN, 1995.

La parenté directe *Psilotissotia* HYATT, 1900 – *Subpulchellia* HYATT, 1903 est ici affirmée et, si cette parenté est ultérieurement confirmée, par des études biostratigraphiques et paléontologiques exhaustives menées dans les Sous-Zones à *Psilotissotia mazuca* et à *Psilotissotia colombiana*, la synonymie entre ces deux genres pourrait être envisagée car ils ne constitueraient alors que deux parties successives d'une même lignée. Les données actuelles que nous possédons ne nous permettent pas encore d'exclure totalement le genre *Arnaudiella* VERMEULEN, 1997, ou l'espèce *Kotetishvilia primitiva* sp. nov., comme souches éventuelles du genre *Subpulchellia* HYATT, 1903.

Répartition stratigraphique : les espèces connues sont cantonnées dans le Barrémien basal, dans la Sous-Zone

à *Psilotissotia mazuca* et dans la Sous-Zone à *Psilotissotia colombiana*. Il est possible que des représentants congénériques apparaissent plus tôt, compte tenu de la position stratigraphique, dans la Sous-Zone à *Pseudothurmannia mortilleti*, de *Discoidellia pseudobertrandi* CECCA, FARAONI & MARINI, 1998, que nous considérons comme l'espèce ancestrale du genre *Psilotissotia* HYATT, 1900.

Affinités et différences : l'ornementation de *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880) est proche de celle du jeune de *Discoidellia pseudobertrandi* CECCA, FARAONI & MARINI, 1998 ; la taille adulte et les ornements des stades juvénile costulé et adultes permettent de distinguer ces deux espèces.

Les espèces du genre *Psilotissotia* HYATT, 1900 se distinguent de celles du genre *Subpulchellia* HYATT, 1903 par un ventre arrondi ou monocaréné aux stades juvénile costulé et adulte.

PSILOTISSOTIA mazuca (COQUAND, 1880)

Pl. 12, fig. 1-3, 6-12, 15-19

Synonymie

- 1880 – *Ammonites mazuca*, H. Coq., 1880 ; Coquand, p. 369
- 1890 – *Pulchellia* (? *Tissotia*) *chalmasi* n. sp. ; Nicklès, p. 16-18, Pl. I, fig. 17-19, Pl. III, fig. 3a-d.
- 1897 – *Pulchellia chalmasi* NICKLÈS ; Gerhardt, p. 156, Pl. III, fig. 11
- ? 1956 – *Psilotissotia chalmasi andina* n. ssp. ; Bürgl, p. 52, Pl. V, fig. 4, Pl. XXVI, fig. 5a-d.
- 1968 – *Psilotissotia chalmasi* (NICKLÈS) ; Arkell, Kummel et Wright, p. L382, fig. 500, 2a, b, c.
- 1980a – *Psilotissotia* (*Psilotissotia*) *chalmasi* (NICKL.) ; Vermeulen, Pl. I, fig. 12-14.
- 1996 – *Psilotissotia chalmasi* (NICKLÈS) ; Wright, Callomon et Howarth, p. 111, fig. 85, 1a, b, c.
- 1996a – *Psilotissotia mazuca* (COQUAND) ; Vermeulen, p. 201, Pl. 1, fig. 1,2.
- 1998a – *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880) ; Vermeulen, p. 80- 82, Pl. 1, fig. 4, 5; Pl. 2, fig. 1.
- 1998b – *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880) ; Vermeulen, p. 103, Pl. 1, fig. 5-9.

Lectotype : l'holotype n'a été ni figuré ni désigné par H. Coquand. Nous désignons comme lectotype le spécimen n° 414652 du banc n° 76/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence.

Localité type : Djebel Ouach près Constantine, Algérie.

Strate type : le banc n° 76/041 [Vermeulen, 1998 a], du stratotype d'Angles.

Position stratigraphique : dans la localité de La Querola, Espagne, *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880) est très abondante vers le sommet des marnes grises du Barrémien basal dans un horizon immédiatement supérieur à un horizon à très nombreuses *Arnaudiella bertrandi* (NICKLÈS, 1894). Ces marnes grises renferment vers leur base *Paraspticerus schindewolfi* WIEDMANN, 1966 et *Vasicekites evolutus* (FALLOT & TERMIER, 1923) ; elles sont superposées aux alternances marno-calcaires à *Pseudothurmannia*.

Dans le stratotype d'Angles, les spécimens typiques apparaissent dans le banc n° 75/041 définissant donc la limite inférieure de la Sous-Zone à *Psilotissotia mazuca* ; ils sont cependant plus fréquents dans le banc n° 76/041.

Matériel étudié : le spécimen n° 414650, chapelle Saint-Christophe près Brovès, Var ; les spécimens n° 414652, 414653, 414654 et 414679, du banc n° 76/041, les spécimens affines n° 414986 du banc n° 78/041 et n° 414079, du banc n° 75/041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence ; le spécimen n° CERPAB A 38-5 et les spécimens n° 414770 et 414798, de La Querola près Cocentaina, Province d'Alicante, Espagne, plus quelques dizaines de spécimens, non numérotés, du même gisement ; les spécimens n° C 1522 et C 1523 de Potinville, J. Bou Kornine, collection M. Solignac.

Mensurations

N°	D	H	E	100 H/D	100 E/H
Nickl. p.16	8	4,5	2,25	56,3	50
	13,5	7,25	4,5	53,7	62,1
	16	9	4	56,3	44,4
414079	17,2	9,6	3,9	55,8	40,6
414650	27	14	7	51,8	50
414652	16,2	9,3	4	57,4	43
414653	14,5	7,7	3,7	53,1	48
414654	23,4	13,4	7,3	57,3	54,5
C 1522	10,4	5,5	2,8	50,9	50,9
Bürgl p. 86	35,3	20,5	9,7	58,1	47,3

Diagnose : coquille involute, discoïde. Section ogivale fortement échancrée dorsalement par la section du tour plus jeune. Flancs plats à légèrement convexes. Ornementation constituée principalement de côtes fines et flexueuses sur les flancs et la région latéro-ventrale. Des côtes mousses, très larges et espacées existent sur certains spécimens. Un méplat longitudinal, dans la région latéro-ventrale, peut exister ; il peut cependant être très discret, voire absent.

Le ventre est pourvu d'une carène siphonale, lisse chez le jeune, pouvant être légèrement ondulée chez l'adulte.

La ligne de suture est conforme à celle des spécimens juvéniles figurés par R. Nicklès.

Descriptions : spécimen n° 414652, lectotype ; coquille involute à ombilic très petit, observable à partir de 3,7 mm de hauteur. Jusqu'à 9 mm environ de hauteur les flancs sont lisses, très faiblement convexes, avec un maximum d'épaisseur situé vers la mi-flanc. Les deux méplats longitudinaux périssiphonaux sont décelables. La carène siphonale est bien visible à partir d'une hauteur de tour de 4,5 mm. Il se pourrait qu'elle apparaisse avant mais la conservation du spécimen dans la partie la plus jeune du dernier tour ne permet pas de l'affirmer. Au-delà de 9 mm de hauteur on devine sur le flanc gauche une ébauche de costulation fine. La carène siphonale est alors très nette et les méplats périssiphonaux bien visibles.

La ligne de suture n'est pas étudiable.

Spécimen n° 414654 ; ce spécimen d'un demi-tour environ, plus âgé que le n° 414652, montre une costulation fine et flexueuse d'orientation proverse sur les flancs qui s'efface aux abords du ventre. Sur la moitié la plus jeune la carène siphonale est visible mais peu proéminente ; elle s'atténue rapidement et disparaît sur la moitié la plus âgée.

Aucune ligne de suture n'est visible. Ce fragment correspond à une chambre d'habitation d'adulte.

Spécimen n° 414650 ; ce spécimen est observable à partir d'une hauteur de 6 mm. Il possède, sur le quart plus âgé du dernier tour, une costulation flexueuse bien marquée de direction proverse. Bien que de taille légèrement supérieure à celle du spécimen n° 414654, la carène reste bien marquée. Les côtes l'atteignent et la font très légèrement onduler. Les méplats périssiphonaux sont absents sur le dernier tour.

Spécimen n° C 1522 ; petit spécimen pyriteux, juvénile, à coquille involute, de section transversale sub-ogivale, étroite et élancée. Les flancs sont faiblement convexes et le ventre est caréné sur la ligne siphonale.

Les flancs sont ornés de côtes très fines, espacées et très peu marquées qui naissent à la base des flancs et prennent une direction proverse. Ces côtes arrivent sur le ventre en prenant une direction proverse plus accusée que précédemment et elles font onduler très faiblement la carène siphonale, ce qui donne au spécimen un profil polygonal. De part et d'autre de la carène siphonale, deux bandes longitudinales lisses, presque plates, donnent une section transversale ventrale sub-tectiforme.

L'ombilic est très petit et la paroi péri-ombilicale abrupte se raccorde au reste des flancs par un coude arrondi.

La ligne de suture possède un lobe ventral large et peu profond, échancré par une selle siphonale peu haute et à base très large. La première selle latérale, très large et dissymétrique, est échancrée presque en son milieu par un lobule étroit et peu profond. Le lobe latéral est un peu plus profond que large et spatuliforme. La deuxième

selle latérale est à peu près aussi haute que large. Le lobe auxiliaire suivant est spatuliforme. Les autres éléments suturaux sont à peine découpés. On dénombre trois selles auxiliaires jusqu'à la suture ombilicale.

Variabilité intraspécifique : la variabilité morphologique de *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880) montre que les méplats périssiphonaux ne sont pas systématiquement présents chez tous les individus. La vigueur de la carène siphonale et son extension sont également variables. La costulation est généralement fine, flexueuse et souvent fasciculée. Sur certains spécimens la fasciculation est remplacée par des côtes plates, larges et flexueuses, peu marquées. D'autres spécimens, comme le n° 414798 [ex n° 14700, Vermeulen 1980, Pl. 12, fig. 6 et 7] montrent des ondulations plus ou moins larges et mousses dans la région latéro-ventrale.

Affinités et différences : les phragmocônes de cette espèce, peu ou pas ornés, peuvent être facilement confondus avec ceux d'autres espèces affines.

Cette espèce créée par H. Coquand pour des spécimens provenant du Barrémien algérien, est mise en synonymie majeure (= prioritaire) de *Psilotissotia chalmasi* (NICKLÈS, 1890).

Le jeune de *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880) est lisse ou seulement orné de côtes fines, flexueuses, souvent identiques à celle des jeunes de *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894). Le spécimen n° 414650 récolté dans le Barrémien inférieur de la chapelle Saint-Christophe près Brovès, Var, montre que l'ornementation costulée de l'adulte peut être quasi-identique à celle de certains spécimens de *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894). La taille adulte de *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880) semble légèrement inférieure à celle de *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894). Ces deux espèces se distinguent essentiellement par la forme du ventre et le nombre de carènes.

Il est très probable que *Psilotissotia chalmasi andina* BÜRL, 1956, si c'est une Pulchellide, soit synonyme de *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880). En effet, *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880) est cantonnée dans la Sous-Zone à *Psilotissotia mazuca*, située dans le Barrémien basal. Compte tenu de l'évolution temporelle des PSILOTISSOTIINAE VERMEULEN, 1995, il est peu concevable de voir réapparaître des spécimens quasi-identiques à l'espèce de H. Coquand dans l'Aptien inférieur. Les petits *Chelonicerases* trouvés en même temps [Bürl 1956, p. 86] pourraient être de jeunes *Paraspiticerases* qui, au stade juvénile, ressemblent beaucoup aux jeunes *Chelonicerases*. Ces suppositions ne sont toutefois valables que si l'holotype de *Psilotissotia chalmasi andina* BÜRL, 1956 appartient réellement aux PSILOTISSOTIINAE VERMEULEN, 1995.

Origine et devenir : *Discoideiella pseudobertrandi* CECCA, FARAONI & MARINI, 1998 est une espèce ancestrale de *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880). Compte tenu de l'intervalle stratigraphique séparant ces

deux espèces, des espèces intermédiaires entre celles-ci pourraient être ultérieurement découvertes. Par l'intermédiaire de *Psilotissotia colombiana* (D'ORBIGNY, 1842), *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880) est à l'origine de *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894).

Aire de distribution : Des spécimens ont été figurés d'Espagne, de France et de Colombie. L. Memmi a récolté cette espèce à Potinville, J. Bou Kourmine, Tunisie. Nous avons observé des spécimens d'Algérie.

PSILOTISSOTIA colombiana (D'ORBIGNY, 1842)

Pl. 13, fig. 1-11

Synonymie

- 1842a – *Ammonites colombianus*, d'Orb. ; d'Orbigny, p. 41, Pl. II, fig. 12-14.
- 1956 – *Nicklesia colombiana* (D'ORBIGNY) ; Bürgl, Pl. VI, fig. 1a-b.
- non 1956 – *Nicklesia colombiana* (D'ORBIGNY) ; BÜRGEL, Pl. VI, fig. 2 a-c.
- 1996a – *Psilotissotia colombiana* (D'ORBIGNY) ; Vermeulen, Pl. 1, fig. 7-11.
- 1998a – *Psilotissotia colombiana* (D'ORBIGNY, 1842) ; Vermeulen, p. 82, 83, Pl. 1, fig. 6, 7.
- 1998b – *Psilotissotia colombiana* (D'ORBIGNY, 1842) ; Vermeulen, p. 101, Pl. 1, fig. 10, 11.
- ? 1999 – *Psilotissotia colombiana* (D'ORBIGNY, 1842) ; Patarroyo Gama, Pl. 2, fig. 1.
- non 1999 – *Psilotissotia colombiana* (D'ORBIGNY, 1842) ; Patarroyo Gama, Pl. 2, fig. 2, 3
- ? 2000 – *Psilotissotia colombiana* (d'Orbigny) ; Patarroyo Gama, Pl. 1, fig. 1, 2.

Néotype : l'holotype ne se trouve pas dans la collection d'Orbigny au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris et il doit être perdu. Nous avons désigné comme néotype le spécimen n° 414080, de notre collection, récolté dans le banc 89/041 du stratotype d'Angles.

Patarroyo Gama [1999, p. 48, 49] considère comme non acceptable notre désignation du néotype de *Psilotissotia colombiana* (D'ORBIGNY, 1842), sous prétexte que le spécimen désigné n'est pas colombien. Dans sa thèse de doctorat (inédictée), cet auteur figure trois spécimens classés dans l'espèce de d'Orbigny. Si le premier spécimen figuré est difficilement interprétable, les deux autres (Pl. 2, fig. 2, 3) n'appartiennent pas à l'espèce de d'Orbigny et sont probablement des *Arnaudiella*, ou éventuellement des *Nicklesia*. Notre proposition, et nos figurations, ont l'avantage de fixer des références spécifiques sérieuses, conformes à la description et à la figuration originales de d'Orbigny, et le néotype que nous avons désigné, est localisé très précisément dans un banc de la coupe stratotypique du

Barrémien ; il constitue une base de travail et de compréhension bien plus sérieuse que les spécimens non conspécifiques figurés sous ce nom et qu'un holotype perdu et récolté sans précision stratigraphique dans une localité colombienne inconnue [Bürgl 1956, p. 45].

Hypotypes : spécimens n° 414044 et 414046 de notre collection.

Dénomination : du nom du pays, la Colombie, où a été trouvé le premier spécimen.

Localité type : la localité type originale citée par d'Orbigny est inconnue [Bürgl 1956, p. 45] et donc sans valeur référentielle. Nous avons désigné [Vermeulen, 1998 a] comme localité type le stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence.

Strate type : le banc n° 89/041, base de la Sous-Zone à *Psilotissotia colombiana*, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence.

Matériel étudié : le néotype n° 414080 du banc 89/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence ; les spécimens n° 414044, 414045, 414046, le spécimen affine n° 414632 du banc n° 121b/831 et le spécimen n° 414995 du banc 122a/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var.

Mensurations

N°	D	H	E	100 H/D	100 E/H
Texte orig.	34,5	21	7	60,9	33,3
414080	25,2	14	6,4	55,6	45,7
414044	28	15,1	6,9	53,9	45,7
414045	28,8	16,8	7	58,3	41,7

Diagnose : espèce à coquille discoïde, involute. Section élancée, sub-ogivale à ellipsoïdale, fortement échancrée dorsalement par la section du tour précédent. Les flancs sont légèrement convexes ; ils sont ornés de côtes fasciculées très fines, proverses sur le ventre. Le ventre est étroit, subacuminé à arrondi. L'ombilic est très étroit.

Description : néotype n° 414080 ; spécimen très involute, de section transversale très élancée chez le jeune à sub-ellipsoïdale dans la partie la plus âgée. Seul le dernier tour est observable à partir de 6,4 mm de hauteur. Jusqu'à une hauteur de tour de 12,2 mm les flancs sont lisses. Ils sont très faiblement convexes avec un maximum d'épaisseur au tiers interne des flancs. Le ventre est très étroit, subanguleux. La ligne de suture a des selles latérales larges et un lobe latéral assez étroit.

Au-delà de 12,2 mm de hauteur de tour apparaît la costulation. Sur le tiers interne des flancs il y a des côtes internes peu vigoureuses et de direction légèrement proverse. Vers le début du tiers médian des flancs les côtes internes donnent naissance à des côtes externes fines, flexueuses, qui prennent une direction radiale. Sur

la région latéro-ventrale, elles prennent une direction proverse qui s'accroît ensuite sur le ventre où elles décrivent un sinus convexe. A ce stade le ventre est arrondi et étroit.

L'ombilic très étroit a un diamètre d'environ 1,5 mm. La paroi péri-ombilicale, abrupte et très peu élevée se raccorde avec les flancs par un coude arrondi.

Variabilité intraspécifique : l'ornementation à côtes fines, fasciculées ou non, est la plus fréquente.

Au stade adulte, quelques spécimens, dont celui que nous figurons planche 13, fig. 1-4, représentent un morphotype avec des côtes plus larges et un peu plus vigoureuses que les côtes fines.

D'autres spécimens, comme le spécimen n° 414045, que nous figurons planche 13, fig. 9-11, possèdent de très larges ondulations costiformes induisant un profil plus ou moins polygonal ; ce type d'ornementation existe aussi chez *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880).

On peut également observer chez le jeune des côtes fines, flexueuses, espacées, comme sur le spécimen n° 414995, non figuré ; ces côtes, de direction légèrement proverse, bifurquent à des hauteurs de tour variables.

Certains spécimens montrent également un élargissement de la région ventrale, laquelle est bordée, de chaque côté dans la région latéro-ventrale, par un coude mousse. Lorsque ce coude est très peu marqué on peut considérer les spécimens concernés comme affines à *Psilotissotia colombiana* (D'ORBIGNY, 1842).

La description de ces quelques particularités morphologiques montre que pour une espèce à ornementation discrète comme *Psilotissotia colombiana* (D'ORBIGNY, 1842), la variabilité morphologique reste quand même très importante.

Affinités et différences : *Psilotissotia colombiana* (D'ORBIGNY, 1842) a été interprétée antérieurement comme une *Nicklesia* [Bürgl 1956, p. 46]. Cette espèce, par sa description et sa figuration originale, s'identifie avec une population du Barrémien inférieur [Vermeulen, 1995b, p. 201] appartenant au genre *Psilotissotia* HYATT, 1900. Certains spécimens à côtes fines de *Psilotissotia colombiana* (D'ORBIGNY, 1842) sont morphologiquement très proches de *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880) ; ils en diffèrent par l'absence de la carène siphonale et un ventre un peu plus arrondi.

Psilotissotia colombiana (D'ORBIGNY, 1842) diffère essentiellement de *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894) par l'absence des deux carènes péri-ventrales et donc par son ventre arrondi aux stades juvénile costulé et adulte.

Origine et devenir : *Psilotissotia colombiana* (D'ORBIGNY, 1842) est issue de *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880). L'évolution correspondante est essentiellement marquée par la perte de la carène siphonale.

Psilotissotia colombiana (D'ORBIGNY, 1842) est à l'origine de *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894). Cette filiation est marquée par l'acquisition de deux carènes latéro-ventrales.

Aire de distribution : des spécimens de *Psilotissotia colombiana* (D'ORBIGNY, 1842) ont été figurés de France et de Colombie. Cette espèce à ornementation discrète a souvent dû passer inaperçue ; sa présence est probable dans les régions où existe son espèce fille, *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894).

2.2. Genre *SUBPULCHELLIA* HYATT, 1903

Générotype : *Subpulchellia castellanensis* HYATT, 1903, synonyme mineur de *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894).

Dénomination : selon Hyatt [1903, p. 139], pour la ressemblance des individus jeunes à ceux du genre *Pulchellia* UHLIG, 1882.

Diagnose : le genre *Subpulchellia* HYATT, 1903 regroupe les espèces bicarénées latéro-ventralement et morphologiquement proches de celles du genre *Psilotissotia* HYATT, 1900. Les coquilles sont involutes et la section transversale des tours est élancée et tronquée à son sommet. Les individus jeunes sont acostulés et ont un ventre arrondi. Les flancs sont convexes, parfois légèrement concaves vers la région latéro-ventrale à un stade plus âgé. Bien après l'apparition des carènes latéro-ventrales, se forment des côtes très fines, fasciculées ou indépendantes ou alors des côtes larges et flexueuses. Les côtes s'arrêtent le plus souvent aux carènes latéro-ventrales mais, au stade adulte, elles peuvent traverser le ventre. Les côtes larges traversent le ventre. Au stade adulte tardif les carènes disparaissent. Le ventre est lisse longitudinalement mais, au stade adulte, il présente des ondulations de vigueur variable. Initialement arrondi transversalement au stade juvénile, il devient ensuite plat, puis parfois concave et, au stade adulte tardif, il redevient convexe et présente parfois une ligne siphonale légèrement proéminente.

L'ombilic est très petit et la paroi péri-ombilicale sub-verticale se raccorde au reste des flancs par un coude arrondi.

La ligne de suture a des lobes et des selles spatuliformes.

Contenu spécifique : le genre *Subpulchellia* HYATT, 1903 comprend les espèces *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894) et *Subpulchellia argoti* VERMEULEN, 1998.

Origine et devenir : le genre *Subpulchellia* HYATT, 1903 est issu du genre *Psilotissotia* HYATT, 1900 ; il n'a pas donné d'autre genre.

Répartition stratigraphique : le genre *Subpulchellia* HYATT, 1903 apparaît, avec *Subpulchellia oehlerti*

(NICKLÈS, 1894), à la base de la Zone à *Kotetishvilia nicklesi* ; il disparaît à la base de la Zone à *Nicklesia pulchella*.

Affinités et différences : les espèces du genre *Subpulchellia* HYATT, 1903 sont proches de celles du genre *Psilotissotia* HYATT, 1900 par leur costulation et leur forte involution ; elles s'en différencient par leurs deux carènes latéro-ventrales lisses aux stades juvénile costulé et adulte.

Certaines espèces du genre *Kotetishvilia* VERMEULEN, 1997 présentent au stade adulte une ornementation similaire à celles des espèces du genre *Subpulchellia* HYATT, 1903 ; elles s'en distinguent au stade juvénile costulé par des côtes ventrales faisant onduler nettement les carènes latéro-ventrales. Ces espèces du genre *Kotetishvilia* VERMEULEN, 1997 sont cantonnées à l'extrême sommet de la Zone à *Kotetishvilia nicklesi* et à la base de la Zone à *Nicklesia pulchella* ; celles du genre *Subpulchellia* HYATT, 1903 ont une extension stratigraphique plus grande.

SUBPULCHELLIA oehlerti (NICKLÈS, 1894)

Pl. 1, fig. 3 ; Pl. 13, fig. 12, 13 ;
Pl. 14, fig. 1-4, 8-11 ; Pl. 15, fig. 1-3, 10, 11

Synonymie

- 1894 – *Pulchellia oehlerti* n. sp. ; Nicklès, p. 39, 40, Pl. VI, fig. 7a, 7b.
1903 – *Supulchellia castellanensis* n. sp. Hyatt ; Hyatt, p. 140, Pl. XVII, fig. 1-5.
1968 – *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS) ; Arkell, Kummel et Wright, p. L382, fig. 500, 1a, b.
1996 – *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS) ; Wright, Callomon et Howarth, p. 114, fig. 85, 4a, b.
1998a – *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894) ; Vermeulen, p. 83- 85, Pl. 1, fig. 8-10 ; Pl. 2, fig. 2-4 ; Pl. 3, fig. 2, 3.

Holotype : nous avons désigné [Vermeulen, 1998 a] comme holotype (= lectotype) le spécimen de la collection R. Nicklès, décrit et figuré par R. Nicklès en 1894, p. 39, 40, Pl. VI, fig. 7a, 7b.

Hypotypes : les spécimens n° 414614 et 414665 de notre collection.

Localité type : marnes barrémiennes de La Querola près Cocentaina, Province d'Alicante, Espagne.

Strate type : nous proposons comme strate type le banc n° 97b/041 de la coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence.

Répartition stratigraphique : *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894) apparaît à la base de la Zone à *Kotetishvilia nicklesi* et disparaît dans la partie basale de la Zone à *Nicklesia pulchella*.

Matériel étudié : les spécimens n° 414038, 414647 et 414665, du banc 134c/831, coupe n° 831, Zone à *Nicklesia pulchella*, le Clos de Barral près La Bastide, Var ; le moulage n° M112 (ex M612) du type de *Subpulchellia castellanensis* HYATT, 1903, région de Castellane [Hyatt 1903, Pl. XVII, fig.1-5] ; les spécimens 414250, 414664, de la base de la Zone à *Nicklesia pulchella*, récoltés entre La Grange et les Condamines, Comps-sur-Artuby, Var ; le spécimen n° 414261 de la Zone à *Kotetishvilia nicklesi*, chapelle Saint-Christophe près Brovès, Var ; le spécimen n° 414089, Zone à *Kotetishvilia nicklesi*, vallon de Robion, chapelle Sainte-Anne près le Bourguet, Var ; le spécimen n° 414641, Chateaufieux, Var ; le spécimen n° 414634, du banc 112/836, Zone à *Nicklesia pulchella*, le Clos des Moulins, La Martre, Var ; le spécimen n° 414667, du banc 96/041, le spécimen n° 414660, banc 97/041, le spécimen n° 414552, banc 100/041, le spécimen n° 414668, banc 108/041, Zone à *Kotetishvilia nicklesi*, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence ; le spécimen n° 414945, La Querola près Cocentaina, Province d'Alicante, Espagne.

Mensurations

N°	D	H	E	100 H/D	100 E/H
Nicklès p. 40	17	10	5	58,8	50
M612	23,8	13	6,4	54,6	49,2
414038	28,9	14,1	8	48,8	56,7
414089	26,1	14,5	7,2	55,6	49,7
414261	20,2	10,6	5,5	48,2	51,9
414634	22,5	11,7	6	52	51,3
414641	25,8	14,1	7,7	54,6	54,6
414660	22,6	12	4,4	53,1	36,7
414664	22,8	12,4	6	54,4	48,4
414665a	21,4	11,9	6,9	55,6	58
414665b	25	13,7	8	54,5	58,4
414665c	30,5	16,4	9,3	53,8	56,7

Diagnose : espèce bicarénée à port involute, à ombilic très étroit mais de taille variable. Section sub-ogivale, tronquée ventralement et échancrée dorsalement par la section du tour plus jeune. Le maximum d'épaisseur de la section se situe dans la partie externe du tiers médian des flancs. La costulation est constituée de côtes fines, flexueuses, fasciculées ou non. Deux carènes latéro-ventrales aiguës, longitudinales, induisent une région ventrale concave ou plane. Au stade adulte, vers l'ouverture, ces carènes deviennent moins tranchantes et le ventre devient alors convexe, parfois ondulé. Sur la loge d'habitation il existe parfois une ligne siphonale légèrement en relief qui rappelle un peu la carène siphonale ancestrale.

La ligne de suture [Nicklès, 1894, p. 39, Pl. VI, fig. 7] a un lobe latéral large et bifide, divisé en deux par une selle siphonale subtriangulaire. La première selle latérale, massive, est divisée en deux par un lobule étroit

et profond à terminaison trifide. Les lobes et les selles suivants sont spatuliformes et peu découpés, le lobe latéral étant plus découpé que les autres.

Description : spécimen n° 414665 ; spécimen adulte bicaréné, de section élancée et tronquée sur le ventre. Seul le dernier tour de spire est visible à partir d'une hauteur de tour de 7,2 mm ; à ce stade et jusqu'à une hauteur de 10 mm, les flancs convexes sont ornés de côtes larges, de direction proverse, qui naissent très discrètement dans la région péri-ombilicale. Sur le flanc droit, au tiers médian des flancs, ces côtes se renforcent légèrement en s'élargissant. On y observe des bifurcations peu nettes. Sur le flanc gauche les côtes sont plus fines et fasciculées. Dans la région latéro-ventrale, initialement convexe, commence à apparaître une légère concavité. Le ventre, plat, est limité par deux carènes latéro-ventrales aiguës. La ligne de suture montre des selles latérales larges et un lobe latéral presque aussi large que la deuxième selle latérale. Les selles et les lobes latéraux tendent vers une forme spatulée et sont très finement dentelés.

Au-delà de 10 mm de hauteur de tour les côtes internes proverses sont plus fines et plus vigoureuses ; dans le tiers médian des flancs elles sont irrégulièrement fasciculées, pincées et bien en relief. Elles sont également incurvées vers l'avant et prennent ainsi une direction subradiale à la base du tiers externe des flancs ; en atteignant la région latéro-ventrale concave elles redeviennent mousses et certaines se réunissent. Leur direction devient alors plus proverse. De plat, le ventre devient progressivement convexe ; il apparaît alors en relief, en position siphonale, une ligne mousse longitudinale. Ce relief longitudinal rappelle la carène des *Psilotissotia*. Sur le dernier quart de tour certaines côtes atteignent le ventre convexe et le font légèrement onduler.

À tous les stades observés l'ombilic est très étroit. La paroi péri-ombilicale est sub-verticale et se raccorde avec les flancs par un coude arrondi.

La coquille est cloisonnée jusqu'à une hauteur de tour d'environ 12 mm. La ligne de suture, peu visible, est denticulée et les selles semblent devenir bien plus larges que le lobe latéral.

Variabilité intraspécifique : bien que peu ornée cette espèce montre des variations importantes. Les flancs peuvent être plus ou moins renflés et la région latéro-ventrale peut être convexe ou concave. Les côtes fines et flexueuses sont rarement identiques d'un spécimen à l'autre. Leur vigueur et leur fasciculation varient beaucoup. On observe parfois une légère ondulation des carènes latéro-ventrales due au fait que certaines côtes passent sur le ventre. Chez le jeune bicaréné le ventre peut être légèrement concave ou plat. La concavité est souvent accentuée lorsque la coquille est conservée. La ligne de suture est plus ou moins spatulée et denticulée.

Affinités et différences : *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894) diffère de *Psilotissotia colombiana* (D'ORBIGNY, 1842) par ses deux carènes latéro-ventrales, son ventre plat ou concave chez le jeune et une région latéro-ventrale concave. Des spécimens intermédiaires existent entre les deux espèces.

Subpulchellia oehlerti (NICKLÈS, 1894) diffère de *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880) par son ombilic plus ouvert chez le jeune ; elle en diffère aussi par ses deux carènes latéro-ventrales, son ventre plat ou concave ou arrondi, et par sa région latéro-ventrale concave. La costulation de *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894) est souvent plus vigoureuse que celle de *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880).

Subpulchellia oehlerti (NICKLÈS, 1894) diffère de *Subpulchellia argoti* VERMEULEN, 1998 par une taille plus modeste et par une disparition plus précoce des carènes latéro-ventrales. À hauteur de tour égale, correspondant au stade adulte de *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894), *Subpulchellia argoti* VERMEULEN, 1998 ne montre pas de ligne siphonale en relief et son ventre reste plat ou légèrement concave. La costulation de l'adulte de *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894) diffère fortement de celle de *Subpulchellia argoti* VERMEULEN, 1998 par sa finesse.

Nous confirmons l'hypothèse de la synonymie entre les espèces *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894) et *Subpulchellia castellanensis* HYATT, 1903 évoquée antérieurement [Company, Sandoval et Tavera, 1995] pour les raisons suivantes :

- 1 – la forme du spécimen figuré par R. Nicklès est très proche de celle des stades jeunes des spécimens que nous avons récoltés et mesurés ;
- 2 – la ligne de suture de *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894) montre une denticulation du lobe latéral [Nicklès, p. 39, Pl. VI, fig. 7a]. Les selles, lisses dans la partie la plus jeune, commencent à être denticulées sur le dernier quart de tour. La denticulation plus marquée des éléments suturaux du spécimen de A. Hyatt s'explique par l'âge plus avancé de celui-ci ;
- 3 – la convexité ventrale et la ligne siphonale en relief n'apparaissent que sur l'adulte. Il est donc normal que le spécimen décrit par R. Nicklès ne les possède pas ;
- 4 – les types de A Hyatt que nous avons examinés sont identiques à certains spécimens que nous avons récoltés au sommet de la Zone à *Kotetishvilia nicklesi* et à la base de la Zone à *Nicklesia pulchella*. Cet intervalle stratigraphique est le même que celui dans lequel le type de *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894) a été récolté. Nous considérons donc *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894) comme un synonyme majeur de *Subpulchellia castellanensis* HYATT, 1903.

Origine et devenir : *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894) est issue de *Psilotissotia colombiana* (D'ORBIGNY, 1842). Il existe au sommet de la Sous-Zone à *Psilotissotia colombiana* des individus, affines à l'espèce de d'Orbigny, qui possèdent une zone

longitudinale presque anguleuse située dans la région latéro-ventrale. Nous considérons que ce caractère préfigure les deux carènes latéro-ventrales des *Subpulchellia*.

Il n'est pas connu actuellement d'espèce fille de *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894).

SUBPULCHELLIA argoti VERMEULEN, 1998

Pl. 14, fig. 5-7

Synonymie

1998b – *Subpulchellia argoti* nov. sp. ; Vermeulen, p. 85, 86, Pl. 2, fig. 5-7.

? 1998b – *Subpulchellia* aff. *argoti* nov. sp. ; Vermeulen, Pl. 3, fig. 1.

Holotype : spécimen n° 414691, collection J. Vermeulen.

Dénomination : espèce dédiée à Martine Argot, responsable des collections du Laboratoire de Géologie Alpine, Institut Dolomieu, Grenoble.

Localité type : gisement n° 833, entre la Grange et les Condamines près Comps-sur-Artuby, Var.

Strate type : sommet de la Zone à *Kotetishvilia nicklesi*, banc 133/831, Le Clos de Barral près La Bastide, Var.

Matériel étudié : le spécimen n° 414691, holotype, de Comps-sur-Artuby, Var, le spécimen affine n° 414655 et un fragment non numéroté, banc 133/831, Le Clos de Barral près La Bastide, Var.

Mensurations

N°	D	H	E	100 H/D	100 E/H
414691	36,9	19	9,6	51,5	50,5
414655	34	18,1	8,5	53,2	47

Diagnose : grande espèce involute à ombilic très légèrement ouvert. La section à l'ouverture est ellipsoïdale, échancrée dorsalement jusque vers le milieu de sa hauteur par le tour plus jeune. Le maximum d'épaisseur est situé vers le milieu des flancs chez l'adulte. La costulation mousse sur la partie cloisonnée devient vigoureuse sur la chambre d'habitation. Les côtes de l'adulte sont épaisses, flexueuses et vigoureuses. Elles induisent un profil ondulé ventralement. Le ventre, encore plat chez le jeune et au début du stade adulte, devient arrondi vers l'ouverture.

Description : holotype, n° 414691 ; spécimen observable sur le dernier tour de spire à partir d'une hauteur de tour de 10 mm. Le port est involute avec un ombilic très petit de 2,5 mm de diamètre environ.

Jusqu'à une hauteur de tour de 13 mm, les flancs sont régulièrement convexes et peu renflés. Sur le flanc gauche, bien conservé, la costulation se manifeste, sur la moitié interne du flanc, sous forme de stries très fines, soudées en plages larges de peu de relief et de direction fortement proverse ; ces plages striées s'élargissent et bifurquent parfois vers le milieu des flancs. Elles y sont également un peu recourbées vers l'arrière mais gardent cependant une direction proverse. Elles s'atténuent sur la moitié externe des flancs puis disparaissent. La région latéro-ventrale est presque lisse longitudinalement. On y devine quelques ondulations larges et de très faible amplitude. Dans le sens radial cette région latéro-ventrale est faiblement concave. Le ventre, plat à très faiblement concave, est limité longitudinalement par deux carènes latéro-ventrales lisses. Entre les deux carènes, le ventre présente de très discrètes ondulations dans la direction longitudinale.

Au-delà de 13 mm de hauteur de tour, les plages striées sont relayées par des côtes larges et flexueuses, devenant de plus en plus vigoureuses ; d'abord simplement bifurquées à mi-flanc elles réalisent ensuite, vers 18 mm de hauteur de spire, une alternance côte longue – côte intercalaire. Les côtes longues se renflent légèrement sur le milieu des flancs. Les côtes bifurquées et les côtes longues sont discrètes et ont une direction fortement proverse sur le tiers interne des flancs ; elles se renforcent et se recourbent vers l'arrière à partir du milieu des flancs, se rapprochant ainsi d'une direction radiale. En atteignant la région latéro-ventrale elles s'incurvent vers l'avant. Ces côtes larges et les carènes latéro-ventrales forment sur le ventre une crénulation peu accentuée. En approchant de l'ouverture les carènes s'estompent et les côtes larges passent alors sur un ventre arrondi en décrivant un fort sinus vers l'avant.

La ligne de suture n'est pas étudiable car la partie cloisonnée est recouverte par la coquille.

Spécimen n° 414655 ; ce spécimen affine est observable à partir d'une hauteur de tour de 9,2 mm. La costulation est identique à celle du jeune de l'holotype jusqu'à une hauteur de tour de 16,5 mm environ. La région latéro-ventrale est cependant plus déprimée que chez l'holotype et le ventre est très légèrement ondulé à crénéolé jusqu'à une hauteur de tour de 10,5 mm.

Au-delà de 16,5 mm de hauteur de tour des côtes flexueuses apparaissent ; elles suivent un parcours comparable aux côtes de l'holotype adulte mais sont cependant plus fines. La région ventrale, plate initialement, s'arrondit vers l'ouverture corrélativement avec l'atténuation des carènes latéro-externes. La crénulation du ventre a laissé place à de faibles ondulations irrégulières. Près de l'ouverture les côtes passent sur le ventre en décrivant un fort sinus proverse.

Affinités et différences : par sa coquille bicarénée à costulation fine et peu vigoureuse *Subpulchellia argoti* VERMEULEN, 1998 est très proche de *Subpulchellia*

oehlerti (NICKLÈS, 1894). *Subpulchellia argoti* VERMEULEN, 1998 acquiert au stade adulte des côtes larges qui rendent la région ventrale crénelée et cette région ventrale reste plate, ou très légèrement concave, jusqu'à une hauteur de tour de 15 millimètres. Chez *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894), au contraire, le stade adulte est orné de côtes très fines et fasciculées et les carènes latéro-ventrales s'estompent à des hauteurs de tour plus faibles que celles de *Subpulchellia argoti* VERMEULEN, 1998.

La costulation adulte de *Subpulchellia argoti* VERMEULEN, 1998 se rapproche de celle des *Nicklesia*. Les côtes de *Subpulchellia argoti* VERMEULEN, 1998 sont cependant plus proverses et apparaissent plus tardivement que celles des *Nicklesia*. Il n'existe pas chez les *Nicklesia* de carènes latéro-ventrales.

L'ornementation de la partie la plus jeune de l'holotype exclut une appartenance au genre *Kotetishvilia* VERMEULEN, 1996.

Origine et devenir : *Subpulchellia argoti* VERMEULEN, 1998 pourrait être issue de spécimens constituant un morphotype à côtes bien marquées dans la population à *Psilotissotia colombiana* (D'ORBIGNY, 1842).

Subpulchellia argoti VERMEULEN, 1998 n'a pas d'espèce fille connue.

2.3. Genre ARNAUDIELLA VERMEULEN, 1997

Générotype : *Arnaudiella anglesense* (VERMEULEN, 1995).

Dénomination : genre dédié à Hubert et Annie Arnaud, Institut Dolomieu, Grenoble, France.

Diagnose : genre constitué essentiellement d'espèces de petite taille à coquilles très involutes et à sections transversales des tours plus hautes que larges. Les individus jeunes sont lisses ou ont des côtes très fines, filiformes, qui sont plus vigoureuses vers la mi-flanc ; ils ont un ventre arrondi et, plus rarement, monocaréné.

Le stade juvénile costulé et le stade adulte sont caractérisés le plus souvent par des côtes internes fines, relayées, sur le quart externe des flancs, par des côtes plus larges et plus vigoureuses qui traversent la région ventrale en devenant parfois plus larges et plus fortes. Dans la région latéro-externe ces côtes peuvent être surélevées. Le ventre est le plus souvent arrondi et porte parfois sur la ligne siphonale une carène peu aiguë et peu élevée.

Le stade adulte tardif est caractérisé par une diminution de la vigueur des ornements, qui peuvent disparaître en laissant place à une costulation fine et flexueuse.

La ligne de suture assez peu découpée, avec un lobe latéral parfois plus large, ressemble à celle des espèces du genre *Nicklesia* HYATT, 1903, dont de nombreuses illustrations ont été publiées par Nicklès [1894].

Contenu spécifique : le genre *Arnaudiella* VERMEULEN, 1997 comprend les espèces *Arnaudiella bertrandi* (NICKLÈS, 1894), *Arnaudiella anglesense* (VERMEULEN, 1995), *Arnaudiella wiedmanni* VERMEULEN, 1998 et *Arnaudiella schlumbergeri* (NICKLÈS, 1894).

Origine et devenir : le genre *Arnaudiella* VERMEULEN, 1997 est probablement issu du genre *Discoidellia* VERMEULEN, 1995, de *Discoidellia vermeuleni* (CECCA, FARAONI & MARINI, 1998) ; il est à l'origine des genres *Nicklesia* HYATT, 1903 et *Kotetishvilia* VERMEULEN, 1997.

Répartition stratigraphique : les espèces du genre *Arnaudiella* VERMEULEN, 1997 occupent un intervalle stratigraphique allant de la base de la Sous-Zone à *Psilotissotia mazuca* à la partie supérieure de la Zone à *Kotetishvilia nicklesi*.

Affinités et différences : au stade juvénile acostulé, les espèces du genre *Arnaudiella* VERMEULEN, 1997 ressemblent à celles du genre *Psilotissotia* HYATT, 1900 ; elles en diffèrent par une carène siphonale parfois absente et souvent moins aiguë et moins proéminente, ainsi que par une région ventrale souvent plus large et plus convexe.

Les espèces du genre *Arnaudiella* VERMEULEN, 1997 ressemblent à celles du genre *Nicklesia* HYATT, 1903 dans leur aspect général ; elles en diffèrent par leur carène siphonale exprimée fréquemment, par une taille adulte bien plus petite, par une bipartition fréquente de la costulation en côtes fines internes et côtes externes larges et fortes, et par une surélévation des côtes plus ou moins accusée dans la région latéro-ventrale. Les espèces du genre *Arnaudiella* VERMEULEN, 1997 sont plus anciennes que celles du genre *Nicklesia* HYATT, 1903.

ARNAUDIELLA bertrandi (NICKLÈS, 1894)

Pl. 15, fig. 4, 5, 12-15 ; Pl. 16, fig. 1-10

Synonymie

- 1894 – *Pulchellia bertrandi* n. sp. ; Nicklès, p. 45, fig. 18,19, Pl. VII, fig. 5-7.
- 1894 – *Pulchellia malladae* n. sp. ; Nicklès, p. 46-48, fig. 20-25, Pl. VII, fig. 1-4.
- ? 1956 – *Psilotissotia malladae* (NICKLÈS) ; Bürgli, p. 87, 88, Pl. II, fig. 2 ; Pl. XXVI, fig. 3, 4.
- 1957 – *Pulchellia Malladae* NICKLÈS, 1890 ; Battaller, p. 102, Pl. XLI, fig. 1.
- 1976 – *Psilotissotia malladae* NICKLÈS ; Avram, p. 51, 52, Pl. V, fig. 10.
- 1980a – *Psilotissotia (Psilotissotia) malladae* (NICKL.) ; Vermeulen, p. 9, Pl. II, fig. 4-12.
- 1997a – *Arnaudiella malladae* (NICKLÈS) ; Vermeulen, p. 102, Pl. 1, fig. 1-6.

? 1999 – *Arnaudiella malladae* (NICKLÈS) ; Avram, p. 16, 17, Pl. 1, fig. 9.

non 1999 – *Psilotissotia malladae* (NICKLÈS, 1894) ; Patarroyo Gama, p. 50-53, Pl. 2, fig. 4-6.

Lectotype : Avram [1999, p. 16] a désigné comme lectotype le spécimen figuré par Nicklès [1894], Planche VII, fig. 1 a-b.

Hypotypes : nous désignons comme hypotypes les spécimens n° 414779, 414780 et 414965, de l'horizon local à *Arnaudiella bertrandi*, du gisement de La Querola près Cocentaina, Espagne.

Localité type : Barrémien inférieur de la Querola près Cocentaina, Espagne.

Strate type : non précisée dans la description originale. Nous désignons comme strate type le banc, à peine plus calcaire que les marnes qui le délimitent au mur et au toit, qui constitue l'horizon local à *Arnaudiella bertrandi* du gisement de La Querola près Cocentaina, Espagne. Cet horizon est subordonné à un banc de lithologie comparable qui est riche en *Psilotissotia mazuca*, mais dans lequel *Arnaudiella bertrandi* est encore présente.

Position stratigraphique : dans la coupe stratotypique d'Angles, *Arnaudiella bertrandi* (NICKLÈS, 1894) a été récoltée dans la Sous-Zone à *Psilotissotia mazuca*.

Matériel étudié : les spécimens n° 414772, 414778, 414779, 414780, 414964, 414965 et 414966, de l'Horizon local à *Arnaudiella bertrandi*, La Querola près Cocentaina, Espagne, de notre collection, ainsi que plusieurs autres spécimens non numérotés du même gisement ; le spécimen affine n° 414994, banc n° 76/041, Angles, France.

Mensurations

N°	D	H	E	NE	100 E/H
414994	29,6	16	7,7	19	48,1
Nicklès	12	7,5	4	/	53,3
(1894)	18	11,5	5,5	/	47,8
414772	15,1	9	4,3	20	47,8
414778	15,3	8,8	4,4	8L	50
414779	17,8	10,2	5,3	12	52
414780	15,5	9,2	4,6	12L	50
414964	14,4	8,8	4,3	20	48,9
414965	14,4	8,3	4,2	10L	50,6
414966	13,9	8,4	4,3	8L	51,2

L : dernier demi-tour en partie lisse.

Diagnose : espèce à enroulement involute et à section transversale des tours à peu près deux fois plus haute que large. Le développement ontogénique montre un stade juvénile lisse suivi des stades juvénile costulé puis adulte. Le stade adulte tardif est marqué par l'apparition

de côtes externes plus fines qu'aux stades costulés précédents et plus irrégulières. Le ventre caréné ou non, est lisse longitudinalement. Il est ondulé dans le même sens avec l'apparition des côtes. La costulation s'exprime parfois en côtes internes fines et nombreuses ; elles peuvent être prolongées sur le tiers externe des flancs par des côtes externes arrondies et larges ; leur relief et leur longueur s'accroissent avec l'âge jusqu'au stade adulte. Une carène siphonale peu vigoureuse peut apparaître sporadiquement. L'ombilic est punctiforme.

La ligne de suture est proche de celle des espèces du genre *Nicklesia* HYATT, 1903.

Description : spécimen n° 414994 ; spécimen calcaire à coquille involute, à section transversale des tours presque deux fois plus haute que large, observable à partir d'une hauteur de tour de 8 mm environ. Jusqu'à environ 12 mm de hauteur de tour, les flancs sont lisses et le ventre, mal conservé, est arrondi et lisse.

Entre 12 mm et 14,6 mm de hauteur de tour l'ornementation est constituée de côtes internes fines et mousses naissant à la base des flancs, de direction légèrement proverse ; elles s'élargissent progressivement et, sur le tiers externe des flancs, sont relayées par des côtes externes, larges et plus vigoureuses qui ont une direction radiale à légèrement rétroverse. Ces côtes externes deviennent plus mousses et moins vigoureuses sur le ventre. La ligne siphonale est surélevée en « sub-carène » et elle ondule légèrement longitudinalement, en concordance avec les côtes qu'elle traverse.

Au-delà de 14,6 mm de hauteur de tour, et jusqu'à l'ouverture, les côtes internes sont semblables à celles du stade précédent, mais les côtes externes sont nettement moins vigoureuses, mousses, et plus larges ; elles tendent à être remplacées près de l'ouverture, par des côtes fines et flexueuses qui, à notre avis, caractérisent le stade adulte tardif.

L'ombilic, observable seulement sur le flanc droit, est très petit.

La ligne de suture n'est pas observable.

Variabilité intraspécifique : elle s'exprime principalement par :

- l'apparition plus ou moins précoce de la costulation, variation qui est commune à de très nombreuses espèces d'ammonites et qui est souvent liée à l'expression morphotypique des spécimens ;
- une vigueur des côtes variable chez les différents spécimens ;
- la variation du nombre de côtes externes, liée à l'expression morphotypique [Vermeulen, 1980a, p. 16 ; 1997a, Pl. 1, fig. 1-6 ; 1999a, p. 461-463] ; les spécimens figurés par Nicklès [1894, Pl. VII, fig. 5-7] sous le nom de *Pulchellia bertrandi* (NICKLÈS, 1894) appartiennent au morphotype gracile de l'espèce ; ceux figurés par le même auteur [Nicklès, 1894, Pl. VII, fig. 1-4] sous le nom de *Pulchellia malladae* (NICKLÈS, 1894) appartiennent au morphotype médian ou sont

intermédiaires entre les morphotype médian et gracile ; nous avons figuré [Vermeulen, 1980 a, Pl. II, fig. 7-9 ; 1997 a, Pl. 1, fig. 3, 4] un spécimen appartenant au morphotype robuste qui, malheureusement, a été détruit ultérieurement par l'oxydation ;

– les côtes internes ne sont pas exprimées sur certains spécimens du morphotype médian et en particulier sur des spécimens à côtes externes bien marquées et sans carène siphonale au stade costulé ;

– la carène siphonale peu vigoureuse n'est pas toujours exprimée ; elle peut apparaître pendant le stade juvénile acostulé ou au début du stade juvénile costulé ; elle disparaît pendant le stade juvénile costulé ou pendant le stade adulte.

Affinités et différences : au stade juvénile acostulé, *Arnaudiella bertrandi* (NICKLÈS, 1894) ressemble parfois à *Psilotissolia mazuca* (COQUAND, 1880) ; elle en diffère au stade juvénile lisse par l'absence très fréquente de la carène siphonale. La plupart des spécimens de *Psilotissolia mazuca* (COQUAND, 1880) du gisement de la Querola acquièrent leur carène entre 3 et 4,8 mm de hauteur de spire ; les spécimens de *Arnaudiella bertrandi* (NICKLÈS, 1894) du même gisement n'acquièrent leur carène siphonale, lorsqu'il en ont une, que beaucoup plus tard.

Aux stades juvénile costulé et adulte *Arnaudiella bertrandi* (NICKLÈS, 1894) diffère de *Psilotissolia mazuca* (COQUAND, 1880) par ses côtes externes plus larges et plus vigoureuses. Elle en diffère aussi aux stades adultes par un ventre plus large et arrondi.

Arnaudiella bertrandi (NICKLÈS, 1894) diffère de *Arnaudiella wiedmanni* VERMEULEN, 1998 par sa carène siphonale parfois exprimée et par ses côtes externes moins vigoureuses sur le ventre et débordant moins sur les flancs ; elle en diffère aussi par son âge plus ancien.

Par son ornementation, *Arnaudiella bertrandi* (NICKLÈS, 1894) se rapproche des individus jeunes de *Discoideella vermeuleni* CECCA, FARAONI & MARINI, 1998 ; elle en diffère par des côtes externes plus vigoureuses sur le ventre et par une ligne siphonale corrélativement plus ondulée chez la plupart des spécimens. Elle en diffère aussi, aux stades adultes, par une taille beaucoup plus faible et par l'absence de tubercules latéraux et de tubercules latéro-externes.

Arnaudiella bertrandi (NICKLÈS, 1894) diffère de *Arnaudiella anglesense* (VERMEULEN, 1995) par ses côtes internes « ombilicales » [Vermeulen, 1995 b, p. 70], par l'absence fréquente de la carène siphonale au stade juvénile acostulé et par sa costulation externe apparaissant plus précocement ; les côtes externes larges de *Arnaudiella bertrandi* (NICKLÈS, 1894) sont moins nicklesiformes que celles de *Arnaudiella anglesense* (VERMEULEN, 1995), notamment à cause de leur direction nettement rétroverse sur le quart externe des flancs et de leur diminution de relief sur la région siphonale. Ces deux espèces sont très proches l'une de l'autre mais seule la comparaison d'un matériel de

même conservation représentant les deux espèces permettrait de mieux définir la signification des différences ornementales ci-dessus évoquées.

Les spécimens figurés par Patarroyo Gama [1999, *Psilotissolia malladae*, Pl. 2, fig. 4, 5, 6] appartiennent à *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841) ; les autres spécimens figurés, planche 1, fig. 5, 6 et planche 2, fig. 7 sont difficilement interprétables du fait de leur petite taille et de leur conservation médiocre.

Origine et devenir : *Arnaudiella bertrandi* (NICKLÈS, 1894) peut être issue de *Discoideella vermeuleni* CECCA, FARAONI & MARINI, 1998. La ressemblance juvénile entre *Arnaudiella bertrandi* (NICKLÈS, 1894) et *Psilotissolia mazuca* (COQUAND, 1880), ainsi que l'existence irrégulière de la carène siphonale ne permettent pas actuellement d'exclure totalement une origine possible de *Arnaudiella bertrandi* (NICKLÈS, 1894) à partir du genre *Psilotissolia* HYATT, 1900.

Arnaudiella bertrandi (NICKLÈS, 1894) est l'espèce mère de *Arnaudiella wiedmanni* VERMEULEN, 1998. Elle est également à l'origine d'une population primitive du genre *Kotetishvilia* VERMEULEN, 1997 représentée par *Kotetishvilia primitiva* sp. nov. *Arnaudiella bertrandi* (NICKLÈS, 1894) est un ancêtre potentiel de *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841).

Aire de distribution : des spécimens d'Espagne et de Roumanie ont été figurés. Un spécimen affine a été récolté au J. Bou Kournine (Tunisie). Les figurations pas assez nettes de H. Bürgl [1956] ne permettent pas une interprétation fiable du matériel colombien.

ARNAUDIELLA anglesense (VERMEULEN, 1995)

Pl. 15, fig. 6-9

Synonymie

1995b – *Psilotissolia anglesense* nov. sp. ; Vermeulen, p. 69-71, Pl. 1, fig. 5-8.

1997a – *Arnaudiella anglesense* (VERMEULEN) ; Vermeulen, p. 102, Pl. 1, fig. 7-10.

? 1999 – *Arnaudiella* cf. *anglesense* VERMEULEN ; Avram, p. 17, Pl. 1, fig. 6, 7.

Holotype : spécimen n° 414651, de notre collection, récolté dans le banc n° 76/041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence.

Dénomination : du village d'Angles, Alpes de Haute-Provence.

Position stratigraphique : Zone à *Avramidiscus kiliani*, base de la Sous-Zone à *Psilotissolia mazuca*.

Matériel étudié : l'holotype n° 414651.

Mensurations

N°	D	H	E	NE	100 E/H
414651	22,7	12,6	5,8	12	46

Diagnose : espèce de petite taille, à coquille involute, comprimée, et à section transversale des tours plus haute que large. Après le stade juvénile lisse, des côtes larges et mousses, de direction radiale, apparaissent sur le tiers externe des flancs ; elles deviennent plus vigoureuses avec l'âge, surtout dans la région latéro-ventrale et sur le ventre, et, corrélativement, quelques-unes descendent vers la base des flancs. Au stade juvénile lisse, le ventre est sub-ogival et caréné. La carène siphonale s'estompe puis disparaît, corrélativement avec le renforcement des côtes. Au stade adulte le ventre est convexe et il est traversé par les côtes larges et arrondies qui, à cet endroit, conservent leur direction radiale. L'ombilic est presque fermé. La ligne de suture n'a pas pu être étudiée.

Description : spécimen n° 414651, holotype ; la spire est observable à partir d'une hauteur de 5,7 mm. À ce stade et jusqu'à une hauteur de 8,3 mm, il n'y a pas de costulation. Le ventre étroit est arrondi puis acquiert rapidement une carène siphonale vers une hauteur de spire de 6,2 mm.

De 8,3 mm et jusqu'à 11,5 mm de hauteur de spire, la costulation se développe. De très légères ondulations apparaissent dans la région latéro-ventrale ; elles génèrent de larges côtes radiales courtes, arrondies, passant sur la région siphonale en s'atténuant très légèrement. La carène siphonale s'atténue.

Le stade ultime observable montre des côtes larges, arrondies qui s'allongent vers la partie interne des flancs. Elles traversent le ventre sans atténuation. Il n'y a plus de carène siphonale. Les trois dernières côtes montrent une ébauche d'alternance, côte longue-côte courte, semblable à celle de certaines *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841).

À tous les stades observés l'ombilic est punctiforme. La ligne de suture n'est pas observable.

Affinités et différences : *Arnaudiella anglesense* (VERMEULEN, 1995) est morphologiquement proche de *Arnaudiella bertrandi* (NICKLÈS, 1894) ; elle en diffère au stade juvénile lisse par sa carène siphonale et son ventre moins arrondi et au stade juvénile costulé par ses côtes droites, radiales, très peu atténuées sur le ventre et non renforcées dans la région latéro-ventrale. La costulation de *Arnaudiella anglesense* (VERMEULEN, 1995) apparaît à une hauteur de tour de 8,3 mm ; celle de *Arnaudiella bertrandi* (NICKLÈS, 1894) apparaît à une hauteur de tour comprise entre 4,5 et 9,2 mm. Seul un spécimen de la population topotypique mesurée a pour valeur 9,2 mm ; les autres sont au-dessous de 8,3 mm. La valeur moyenne des mesures effectuées sur une population topotypique est de 6,1 mm, valeur quasi-

identique à celle donnée par R. Nicklès en 1894. L'apparition de la costulation de *Arnaudiella anglesense* (VERMEULEN, 1995) semble donc être un peu plus tardive.

Le stade lisse de *Arnaudiella anglesense* (VERMEULEN, 1995) ressemble à celui de *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880), mais la carène siphonale apparaît vers 6,2 mm de hauteur de tour chez *Arnaudiella anglesense* (VERMEULEN, 1995), alors qu'elle apparaît entre 3 et 4,8 mm de hauteur de tour chez *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880). Les côtes fines et sigmoïdes, filiformes de *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880), qui restent fines mais deviennent plus vigoureuses au cours de la croissance, sont bien différentes de celles larges, droites et radiales de *Arnaudiella anglesense* (VERMEULEN, 1995).

Arnaudiella anglesense (VERMEULEN, 1995) diffère de *Arnaudiella wiedmanni* VERMEULEN, 1998 et de *Arnaudiella schlumbergeri* (NICKLÈS, 1894) par un stade juvénile lisse plus long, par sa carène siphonale juvénile et par ses côtes moins vigoureuses sur la région latéro-ventrale ; elle en diffère aussi par un ventre plus étroit et plus convexe.

Arnaudiella anglesense (VERMEULEN, 1995), au stade juvénile acostulé, se rapproche de *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880) ; le début de son stade juvénile costulé la rapproche de *Arnaudiella bertrandi* (NICKLÈS, 1894) ; elle acquiert ensuite une morphologie nicklesiforme. Ces modifications ontogéniques montrent la complexité de l'évolution des PSILOTISSOTIINAE primitives possédant, grâce à leurs origines, un important stock génétique commun ; cette complexité rend de ce fait difficile l'élaboration de schémas phylétiques précis.

Origine et devenir : *Arnaudiella anglesense* (VERMEULEN, 1995) peut être apparentée à *Arnaudiella bertrandi* (NICKLÈS, 1894) ou bien être issue du groupe des *Discoidellia* hauteriviennes du niveau Faraoni. Elle est une souche potentielle du genre *Nicklesia* HYATT, 1903.

ARNAUDIELLA wiedmanni VERMEULEN, 1998

Pl. 16, fig. 14, 15 ; Pl. 17, fig. 5-7

Synonymie

1998b – *Arnaudiella wiedmanni* nov. sp. ; Vermeulen, p. 86, 87, Pl. 2, fig. 8-10.

Holotype : spécimen n° 414047 du Clos de Barral, collection J. Vermeulen.

Dénomination : cette espèce est dédiée au Professeur Jost Wiedmann de Tübingen, Allemagne.

Localité type : Sous-Zone à *Psilotissotia colombiana*, Barrémien inférieur, le Clos de Barral, près La Bastide, Var.

Strate type : banc 121b/831, coupe n° 831, Sous-Zone à *Psilotissotia colombiana*, le Clos de Barral, près La Bastide, Var.

Matériel étudié : le spécimen n° 414047, banc 121b/831, Sous-Zone à *Psilotissotia colombiana*, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var ; le spécimen affine n° 414031, banc 95/041, partie basale de la Zone à *Kotetishvilia nicklesi*, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence.

Mensurations

N°	D	H	E	N	100 H/D	100 E/H
414047	26,5	14,8	7,3	12	55,8	49,3

Diagnose : espèce a port involute à section transversale des tours plus haute que large ; le maximum d'épaisseur est situé vers le milieu des flancs. Les flancs sont faiblement convexes. Le quart externe des flancs est orné de côtes larges. Sur la région latéro-ventrale, et sur le ventre, les côtes forment de gros tubercules, presque arrondis, qui débordent légèrement sur les flancs. Le ventre est arrondi et sa convexité se renforce progressivement en allant vers l'ouverture. L'ombilic est très petit.

Description : spécimen n° 414047, holotype ; spécimen très involute, observable sur environ les trois-quarts du dernier tour à partir d'une hauteur de tour de 9,5 mm. Sur toute la partie observable les trois quarts des flancs, en partant de l'ombilic, sont lisses. Ces flancs sont faiblement convexes. Le maximum d'épaisseur des tours se situe vers le milieu des flancs. Dans la partie la plus jeune, le quart externe des flancs porte des côtes larges, courtes et vigoureuses, de direction radiale. Sur le ventre, ces côtes forment de gros tubercules qui débordent sur les flancs. Ces tubercules ventraux sont légèrement aplatis mais leur sommet est cependant convexe. Ils donnent un profil ventral crénelé.

En allant vers l'ouverture, la vigueur des côtes externes diminue et, corrélativement, elles descendent un peu plus sur les flancs, s'incurvent légèrement et prennent une direction légèrement rétroverse. Sur le ventre, les tubercules deviennent moins proéminents sur les bords et leur convexité augmente sur leur sommet ; Ils tendent ainsi à s'atténuer pour ensuite ne plus être qu'à peine distincts des côtes. Le profil ventral est alors simplement ondulé.

Le spécimen affine n° 414031 plus âgé que l'holotype montre vers l'ouverture des côtes non tuberculées, proverses, qui passent sur le ventre en décrivant un très léger sinus proverse. Cette ornementation est probablement celle du stade adulte tardif.

La ligne de suture n'est pas visible.

Affinités et différences : cette espèce se distingue de *Arnaudiella bertrandi* (NICKLÈS, 1894) par des

tubercules ventraux beaucoup plus développés. Elle s'en distingue également par sa position stratigraphique. *Arnaudiella bertrandi* (NICKLÈS, 1894) se trouve dans la Sous-Zone à *Psilotissotia mazuca* alors que *Arnaudiella wiedmanni* sp. nov. se trouve au sommet de la Sous-Zone à *Psilotissotia colombiana* et à l'extrême base de la Zone à *Kotetishvilia nicklesi*.

Arnaudiella wiedmanni VERMEULEN, 1998 se distingue de *Arnaudiella schlumbergeri* (NICKLÈS, 1894) par des tubercules plus arrondis sur le ventre et débordant moins sur les flancs ; ces tubercules sont beaucoup moins pincés longitudinalement chez *Arnaudiella wiedmanni* VERMEULEN, 1998 que chez *Arnaudiella schlumbergeri* (NICKLÈS, 1894). Les extensions stratigraphiques de ces deux espèces sont également différentes : *Arnaudiella schlumbergeri* (NICKLÈS, 1894) est cantonnée dans la Zone à *Kotetishvilia nicklesi*.

Origine et devenir : *Arnaudiella wiedmanni* VERMEULEN, 1998 est issue de *Arnaudiella bertrandi* (NICKLÈS, 1894) ; elle est à l'origine de *Arnaudiella schlumbergeri* (NICKLÈS, 1894).

ARNAUDIELLA schlumbergeri (NICKLÈS, 1894)

Pl. 16, fog. 11-13 ; Pl. 17, fig. 1-4, 11-13

Synonymie

- 1894 – *Pulchellia schlumbergeri* n. sp. ; Nicklès, p. 38, 39, Pl. VII, fig. 11 ; Pl. VIII, fig. 9, 10.
- ? 1976 – *Pulchellia schlumbergeri* Nicklès ; Avram, p. 50, Pl. V, fig. 6.
- 1980a – *Psilotissotia (Subpulchellia) schlumbergeri* (NICKL.) ; Vermeulen, Pl. I, fig. 10, 11.
- 1998a – *Arnaudiella schlumbergeri* (NICKLÈS, 1894) ; Vermeulen, p. 87, 88, Pl. 3, fig. 4-7.
- ? 1999 – *Arnaudiella* (?) cf. *schlumbergeri* (NICKLÈS) ; Avram, p. 17, Pl. 2, fig. 8.

Neotype : nous avons désigné [Vermeulen, 1998 a, p. 87] comme type le spécimen figuré par R. Nicklès en 1894, p. 38, fig. 7 et Pl. VIII, fig. 10 qui montre bien le débordement des nodosités aplaties (tubercules) décrit par cet auteur. Nos recherches pour retrouver ce spécimen n'ont pas abouti. Nous désignons comme néotype le spécimen n° 414061 de notre collection.

Localité type : Zone à *Kotetishvilia nicklesi*, stratotype d'Angles.

Strate type : il n'est pas possible de désigner une strate type dans les marnes de la localité type. Nous désignons donc comme strate type le banc 96/041, Zone à *Kotetishvilia nicklesi*, stratotype d'Angles, dans lequel a été récolté le néotype.

Position stratigraphique : les spécimens appartenant à cette espèce n'ont été récoltés que dans la Zone à *Kotetishvilia nicklesi*.

Matériel étudié : le spécimen n° 414060, Zone à *Kotetishvilia nicklesi*, Ruisseau des Condamines près Comps sur Artuby, Var ; les spécimens n° 414034, 414035 et le néotype n° 414061, banc n° 96/041, coupe n° 041, Stratotype d'Angles.

Mensurations

N°	D	H	E	N	100 H/D	100 E/H
Nicklès p. 38	13	7	4	7	53,8	57,1
414060	18,2	10,1	5,4	8	55,5	53,5
414034	23,8	12,9	7,2	12	54,2	55,8
414035	22,1	11	7,4	10	49,8	67,3
414061	18,3	10	5,4	9	54,6	54

Diagnose : espèce à coquille de petite taille, involute, à flancs très faiblement convexes et ornés parfois de côtes internes très mousses. Les côtes externes sont larges et forment un tubercule ventral aplati qui débord des flancs dans la région latéro-ventrale. Omphalic très étroit mais de taille relative variable.

Description : néotype n° 414061 ; individu adulte observable sur le dernier demi-tour à partir d'une hauteur de 4,5 mm. À ce stade, et jusqu'à une hauteur de 5,7 mm, les flancs sont ornés de côtes internes larges et mousses qui s'élèvent au milieu des flancs pour former des nodosités mousses, lesquelles correspondent aux points de bifurcations. Les côtes externes, de direction radiale à rétroverse sont bien exprimées sur le tiers externe des flancs ; elles s'élèvent dans la région ventrale pour former de gros tubercules subglobuleux qui débordent des flancs latéro-ventralement.

De 5,7 mm à 8,4 mm de hauteur la costulation des flancs est très proche de celle décrite ci-avant ; elle s'en distingue seulement par un relief légèrement plus marqué. Sur le ventre, les tubercules se sont aplatis dans le sens transversal et ils débordent fortement des flancs dans la région latéro-ventrale. L'aplatissement ventral des tubercules fait que la partie débordante est allongée longitudinalement.

Entre 8,4 et 10 mm de hauteur la vigueur des côtes diminue fortement et les tubercules ventraux redeviennent arrondis sur le ventre et ne débordent des flancs que très légèrement.

De 10 mm jusqu'à 11,3 mm de hauteur les flancs sont lisses. Dans la région latéro-ventrale les tubercules sont transformés en côtes larges et arrondies qui passent sur le ventre arrondi. Leur direction est légèrement proverse sur les flancs et transverse sur le ventre.

Près de l'ouverture ces côtes tendent à s'effacer.

L'ombilic peu ouvert a environ 1,5 mm de diamètre pour une hauteur de spire de 11,3 millimètres.

La ligne de suture n'est pas étudiable.

Variabilité intraspécifique : le nombre de côtes, le degré d'aplatissement des nodosités ventrales et leurs débordements, la vigueur des côtes sur les flancs, sont les caractères morphologiques les plus variables. Par rapport aux espèces de PULCHELLIIDAE mieux connues le nombre de côtes varie peu. L'importance du débordement des nodosités sur les flancs semble liée au nombre de côtes. Les spécimens les plus robustes, à faible nombre de côtes, montrent un débordement souvent plus fort que chez les spécimens à nombre de côtes plus élevé.

Affinités et différences : *Arnaudiella schlumbergeri* (NICKLÈS, 1894) diffère de *Arnaudiella wiedmanni* VERMEULEN, 1998 par des côtes larges mieux exprimées et un ventre plus plat résultant de l'aplatissement des tubercules ventraux. Elle en diffère également par des débordements latéro-ventraux des tubercules plus accentués et pincés dans le sens de l'enroulement. La taille adulte de *Arnaudiella schlumbergeri* (NICKLÈS, 1894) est plus petite que celle de *Arnaudiella wiedmanni* VERMEULEN, 1998.

Arnaudiella schlumbergeri (NICKLÈS, 1894) diffère de *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903) par une taille moyenne plus faible au stade adulte, par des côtes plus larges généralement moins nombreuses, pourvues d'un gros tubercule ventral débordant les flancs latéro-ventralement et par une épaisseur moyenne relative plus forte. Les répartitions stratigraphiques de ces deux espèces sont différentes ; *Arnaudiella schlumbergeri* (NICKLÈS, 1894) est cantonnée dans la Zone à *Kotetishvilia nicklesi*, alors que *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903) disparaît dans la partie basale de la Zone à *Nicklesia pulchella*.

Origine et devenir : cette espèce est issue de *Arnaudiella wiedmanni* VERMEULEN, 1998 par aplatissement des nodosités ventrales. *Arnaudiella schlumbergeri* (NICKLÈS, 1894) ne semble pas avoir d'espèce fille.

2.4. Genre *KOTETISHVILIA* VERMEULEN, 1997

Génératype : nous avons désigné comme génératype [Vermeulen, 1997, p. 118] *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890).

Dénomination : ce genre est dédié à Elisso Kotetishvili, docteur paléontologue à Tbilissi, Géorgie.

Diagnose : J. Vermeulen, 2001 b, modifiée. Genre regroupant des espèces à coquilles très involutes, discoïdes, à section des tours plus haute que large, à ventre arrondi au stade juvénile lisse et devenant rapidement bicaréné et plat. Les carènes latéro-ventrales, discontinues chez les espèces les plus anciennes costulées ventralement, persistent jusqu'au stade adulte ; elles s'estompent puis disparaissent au stade adulte ou au stade adulte tardif. Le ventre bicaréné est plat à concave et il devient plus ou moins convexe à

la fin du stade adulte ou au stade adulte tardif. Les côtes, le plus souvent larges et peu vigoureuses, s'expriment préférentiellement sur la moitié externe des flancs.

L'ombilic est très petit, pratiquement fermé, sauf chez *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903) chez qui, tout en restant peu ouvert, il présente une variabilité de taille non négligeable.

La ligne de suture est simple, pseudo-cératitique, avec des lobes et des selles peu découpés, larges et peu profonds, prenant souvent une forme spatuloïde.

Contenu spécifique : ce genre comprend les espèces *Kotetishvilia primitiva* sp. nov., *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903), *Kotetishvilia leroi* VERMEULEN, 2001, *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841), *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890), *Kotetishvilia dutruei* (COQUAND, 1879), *Kotetishvilia fischeuri* (JOLEAUD, 1911), *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962), *Kotetishvilia sauvageau* (HERMITE, 1879) et *Kotetishvilia brevicostata* (KOTETISHVILI, 1980).

Origine et devenir : le genre *Kotetishvilia* VERMEULEN, 1997 est issu du genre *Arnaudiella* VERMEULEN, 1997. Aucun genre n'est issu du genre *Kotetishvilia* VERMEULEN, 1997 dont *Kotetishvilia brevicostata* (KOTETISHVILI, 1980) est l'espèce ultime.

Répartition stratigraphique : le genre *Kotetishvilia* VERMEULEN, 1997 apparaît au sommet de la Sous-Zone à *Psilotissotia colombiana* avec les premiers individus de *Kotetishvilia primitiva* sp. nov. et disparaît dans la Sous-Zone à *Gerhardtia sartousiana*.

Affinités et différences : le genre *Kotetishvilia* VERMEULEN, 1997 se différencie du genre *Psilotissotia* HYATT, 1900 par des espèces de plus grande taille réalisant rapidement un ventre bicaréné au cours de l'évolution et une ornementation constituée de côtes larges et plates sur les flancs ; il en diffère aussi par sa répartition stratigraphique qui s'étend du sommet de la Sous-Zone à *Psilotissotia colombiana* à la Sous-Zone à *Gerhardtia sartousiana*.

Le genre *Kotetishvilia* VERMEULEN, 1997 se rapproche du genre *Arnaudiella* VERMEULEN, 1997, dont il est issu, par ses côtes externes larges et par la forte involution des coquilles. Il en diffère par une taille bien plus grande de la plupart de ses espèces, par un ventre plat à concave bordé de deux carènes latéro-ventrales, discontinues ou non, du stade juvénile au stade adulte. Il en diffère également par une évolution qui d'un ventre costulé abouti à un ventre non costulé.

KOTETISHVILIA primitiva sp. nov.

Pl. 28, fig. 1

Holotype : nous désignons comme holotype, le spécimen de notre collection, n° 414281, du banc n° 121b/831, Sous-Zone à *Psilotissotia colombiana*, coupe n° 831, Le Clos de Barral près La Bastide, Var.

Localité type : la localité type est la coupe n° 831, Le Clos de Barral près La Bastide, Var.

Strate type : banc n°121b/831 de la Sous-Zone à *Psilotissotia colombiana*, coupe n° 831, Le Clos de Barral près La Bastide, Var.

Répartition stratigraphique : *Kotetishvilia primitiva* sp. nov. apparaît au sommet de la Sous-Zone à *Psilotissotia colombiana*. Elle disparaît à la base de la Zone à *Kotetishvilia nicklesi*.

Matériel étudié : l'holotype n° 414281 du banc n° 121b/831, coupe n° 831, Le Clos de Barral près La Bastide, Var ; le spécimen n° 414282 du banc n° 119/831 et le spécimen n° 414193, du banc n° 121b/831, Sous-Zone à *Psilotissotia colombiana* ; le spécimen affine n° 414140 du banc n° 122/831, Zone à *Kotetishvilia nicklesi*, coupe n° 831, Le Clos de Barral près La Bastide, Var ; le spécimen affine n° 414032, banc n° 94/041, sommet de la Sous-Zone à *Psilotissotia colombiana*, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence.

Mensurations

N°	D	H	E	NE	100 E/H	100 H/D
414140	19,8	11,2	/	/	/	56,6
414281	19,6	11,3	5,2	8L	46	57,6
414282	21,1	11,7	5,9	/	50,4	55,4
414032	27,5*	15,7	7	15*	44,6	57,1

L : une partie du demi-tour, sur lequel sont comptées les côtes, est lisse.

Diagnose : espèce à coquille involute. Les tours jeunes sont lisses ou peuvent être ornés sur les flancs de côtes internes plus ou moins fines, espacées et de peu de relief ; ces côtes internes peuvent exister plus tardivement. Au stade adulte, dans la région latéro-ventrale et sur le ventre s'expriment des côtes arrondies, souvent peu vigoureuses et de relief variable, qui peuvent descendre jusqu'à mi-flanc et se raccorder aux côtes internes. Ainsi que le montre le spécimen affine n° 414140, les côtes externes des flancs peuvent ne pas être toujours en correspondance avec les côtes ventrales. Le ventre est sub-aplati à convexe ; il se raccorde aux flancs par une ligne plus ou moins sub-anguleuse, préfigurant les carènes latéro-ventrales de l'espèce fille. L'ombilic est très étroit. La paroi péri-ombilicale se raccorde au reste des flancs par un coude arrondi. La ligne de suture n'a pas été observée.

Descriptions : holotype n° 414281 ; spécimen de petite taille, très involute, à section transversale plus haute que large dont le maximum d'épaisseur se situe vers le milieu des flancs. Le sommet du flanc gauche et le ventre manquent sur environ un quart du dernier tour. Les flancs sont faiblement convexes et le ventre, très peu convexe, est sub-aplati.

De la partie la plus jeune observable, et jusqu'à 7,5 mm de hauteur de tour, le spécimen est lisse et le ventre est assez étroit.

À partir de 9,8 mm de hauteur de tour, plus petite dimension mesurable après la cassure, des côtes larges et régulières, de direction radiale, naissent vers la base du tiers externe des flancs ; il y en a sept sur environ le dernier quart de tour, entre la partie cassée et l'ouverture. Ces côtes se dirigent vers la périphérie en augmentant de vigueur jusqu'au bord du ventre. Le ventre, traversé par les côtes, semble relativement plus large qu'au stade juvénile ; il est sub-aplati, très faiblement convexe et bordé par un coude arrondi peu marqué.

L'ombilic est très petit et difficilement observable. La ligne de suture n'est pas étudiable.

Spécimen n° 414282 : spécimen de petite taille, involute, partiellement cassé *post-mortem* sur la moitié la plus jeune du dernier tour. La section transversale est élancée et arrondie sur le ventre et les flancs régulièrement convexes. À partir de 6,3 mm de hauteur de tour, et probablement jusqu'à une hauteur de tour d'environ 8,5 mm, les flancs sont lisses et le ventre est convexe.

À partir de 10 mm de hauteur de tour, des côtes mousses et de largeur irrégulière ornent la moitié externe des flancs. Sur le ventre ces côtes sont à peine plus vigoureuses et forment un sinus très légèrement proverse. Au stade costulé, le raccord du ventre avec les flancs se fait le long d'une ligne sub-anguleuse à peine marquée.

L'ombilic est étroit et la paroi péri-ombilicale se raccorde au reste des flancs par un coude arrondi.

Spécimen affine n° 414140 : spécimen de petite taille, involute, de section élancée à ventre sub-aplati à légèrement convexe. Flancs convexes aux stades juvénile et adulte tardif. Le stade juvénile est observable à partir d'une hauteur de tour de 5 mm environ, et jusqu'à environ 7 mm de hauteur de tour. L'ornementation s'exprime par des côtes fines, très espacées, parcourant toute la hauteur des flancs. Le ventre est sub-aplati et se raccorde aux flancs par un coude sub-anguleux préfigurant la carène de l'espèce fille *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903).

Vers 7,5 mm de hauteur de tour, apparaissent sur le ventre des côtes mousses, régulières et le ventre redevient progressivement plus convexe. Les flancs sont plats à très légèrement concaves dans la région latéro-ventrale au niveau des côtes ; ils sont ornés, sur leur moitié externe, de relief costiformes larges et très peu vigoureux qui regroupent parfois des faisceaux irréguliers de côtes filiformes. La correspondance entre ces côtes et les côtes ventrales n'est pas toujours établie ou bien est très irrégulière. À ce stade, le ventre se raccorde aux flancs par un coude arrondi, légèrement en relief, qui peut être interprété, au vu de l'évolution générique, comme une carène naissante.

Au stade adulte tardif, les côtes filiformes deviennent légèrement plus vigoureuses. Les côtes ventrales, vers l'ouverture, forment un léger sinus proverse et leur largeur devient plus irrégulière. Le ventre est plus convexe qu'au stade adulte et le coude arrondi marquant le raccord du ventre avec les flancs s'estompe et disparaît.

À tous les stades observés, l'ombilic est étroit ; la paroi péri-ombilicale, abrupte, se raccorde au reste des flancs par un coude arrondi.

Au stade actuel du dégagement du spécimen, la ligne de suture n'est pas observable.

Variabilité intraspécifique : le nombre de côtes ventrales est variable, ainsi que la costulation des flancs. Les quelques spécimens que nous avons récoltés montrent aussi, au cours du temps, une expression de plus en plus nette des caractères ornementaux qui préfigurent l'ornementation de l'espèce fille *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903). Les spécimens tardifs n° 414032 et 414140 de la base de la Zone à *Kotetishvilia nicklesi* possèdent généralement une ligne de raccord entre le ventre et les flancs plus anguleuse que celle des spécimens de la Zone à *Psilotissotia colombiana*.

Ontogenèse : le stade le plus jeune observé est acostulé et possède un ventre arrondi qui se raccorde progressivement avec les flancs.

À un stade juvénile plus avancé, la région ventrale reste acostulée mais les flancs peuvent porter des côtes fines et espacées. Le ventre se raccorde aux flancs par un coude plus ou moins arrondi, ou sub-caréné chez les individus tardifs.

La costulation ventrale apparaît au stade adulte et parfois un peu avant la fin du stade juvénile. Le raccord du ventre avec les flancs est plus ou moins marqué selon les spécimens ; il est généralement plus anguleux chez les individus tardifs.

Au stade adulte tardif la costulation devient plus fine et plus irrégulière, le ventre devient plus convexe et la ligne de raccord du ventre avec les flancs, plus ou moins proéminente selon les spécimens, s'estompe et disparaît. À tous les stades l'ombilic est de petite taille.

Affinités et différences : La classification de cette espèce dans le genre *Kotetishvilia* VERMEULEN, 1997 est motivée par la naissance des carènes latéro-ventrales juvéniles qui vont ultérieurement être acquises par toutes les espèces congénériques.

Kotetishvilia primitiva sp. nov. se distingue de *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903) par des côtes et des sillons intercostaux moins marqués sur le tiers externe des flancs, par son ombilic plus étroit, par des côtes ventrales moins vigoureuses, non carénées et non concaves. Elle en diffère également par un stade juvénile non bicaréné et, au stade adulte, par un raccord du ventre avec les flancs non caréné.

Kotetishvilia primitiva sp. nov. se distingue de *Arnaudiella wiedmanni* VERMEULEN, 1998 par des côtes ventrales moins vigoureuses, moins globuleuses, et ne débordant pas fortement à l'extérieur des flancs, au raccord du ventre avec les flancs. Elle s'en distingue aussi par une taille moyenne plus faible.

Certains spécimens se rapprochent, par leurs côtes larges bien exprimées de *Nicklesia bergeroni* (NICKLÈS, 1894) ; Cette dernière espèce, assez mal caractérisée originalement, possède une ligne de suture (Nicklès, 1894, Pl. IX, fig. 15) qui la définit comme une *Nicklesia* du groupe de *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841).

Origine et devenir : les côtes larges, plus ou moins en relief et arrondies sur le ventre au stade adulte de *Kotetishvilia primitiva* sp. nov. désignent le genre *Arnaudiella* VERMEULEN, 1997 comme souche du genre *Kotetishvilia* VERMEULEN, 1997. Au rang spécifique, ce type de costulation est affine à celui de *Arnaudiella bertrandi* (NICKLÈS, 1894), morphotype Malladae (Nicklès, 1894), espèce de la Sous-Zone à *Psilotissotia mazuca*. C'est donc vers cette espèce, ou sa descendance, qu'il faut rechercher l'espèce mère de *Kotetishvilia primitiva* sp. nov.

Les caractères ornementaux de *Kotetishvilia primitiva* sp. nov. et leurs évolutions, entre la Sous-Zone à *Psilotissotia colombiana* et la base de la Zone à *Kotetishvilia nicklesi*, désignent cette espèce comme l'espèce mère de *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903). Nous avons déjà désigné comme morphotypes précurseurs [Vermeulen, 1997b, p. 118] de *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903), les individus appartenant à *Kotetishvilia primitiva* sp. nov.

Aire de distribution : cette espèce n'est actuellement connue que dans le Sud-Est de la France.

KOTETISHVILIA nicklesi (HYATT, 1903)

Pl. 1, fig. 6 ; Pl. 16, fig. 16-18 ; Pl. 18, fig. 1-16

Synonymie

- 1890 – *Pulchellia compressissima* D'ORB. sp. ; Nicklès, p. 8, 9, Pl. I, fig. 1-5 ; Pl. III, fig. 1.
- ? 1894 – *Pulchellia compressissima* ORB. sp. ; Nicklès, p. 36-38, Pl. V, fig. 3.
- 1894 – *Pulchellia compressissima* ORB. sp. ; Nicklès, p. 36-38, Pl. V, fig. 1, 2, 4-6.
- 1903 – *Pulchellia nicklesi* n. sp. Hyatt ; Hyatt, p. 142.
- 1962 – *Pulchellia nicklesi* HYATT ; Wiedmann, p. 329, fig. 4, Pl. 18, fig. 6.
- ? 1974 – *Pulchellia nicklesi* Hyatt ; Akopian *et al.*, p. 268, fig. 4a-c.
- 1980 – *Psilotissotia* (*Subpulchellia*) *nicklesi* (HYATT) ; Vermeulen, Pl. I, fig. 7-9.

non 1995 – *Subpulchellia nicklesi* HYATT ; Avram, Pl. 19, fig. 11.

1996a – *Subpulchellia nicklesi* (HYATT) 1903 ; Vermeulen, p. 201, Pl. 1, fig. 3-6.

1997b – *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT) 1903 ; Vermeulen, p. 118, Pl. 1, fig. 1,2.

1998b – *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903) ; Vermeulen, p. 101, Pl. 2, fig. 3-6.

non 1999 – *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT) ; Avram, p. 18, Pl. 1, fig. 24-27 ; Pl. 2, fig. 6, 7.

2001b – *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903) ; Vermeulen, p. 106-109, Pl. 1, fig. 1-16.

Néotype : le spécimen figuré Pl. I, fig. 1 et 1a, en 1890 par R. Nicklès sous le nom de *Pulchellia compressissima* D'ORB. sp.n'a pas été retrouvé. Nous désignons comme néotype le spécimen n° 414935 de notre collection.

Dénomination : espèce dédiée par A. Hyatt à Nicklès qui a figuré les premiers spécimens [Nicklès, 1890].

Localité type : marnes barrémiennes de La Querola, près Cocentaina, province d'Alicante, Espagne [Nicklès, 1890, p. 9].

Strate type : nous désignons comme strate type le banc n° 122/831 de la base de la Zone à *Kotetishvilia nicklesi*, coupe n° 831, Le Clos de Barral près La Bastide, Var.

Répartition stratigraphique : *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903) apparaît à la limite inférieure de la zone qu'elle caractérise ; elle disparaît dans la partie basale de la Zone à *Nicklesia pulchella*.

Matériel étudié : les spécimens topotypiques n° 414 931, 414932, 414933, 414934, 414935 néotype, 414936, 414937, 414938, 414939, 414941, 414942, 414943, 414944 a, 414944 b, 414949 a, 414949 b, 414949 c, 414949 d, 414950 a, 414950 b, 414950 c, 414950 d, 414950 e et une vingtaine de spécimens groupés sous le n° 414958, La Querola près Cocentaina, Espagne ; les spécimens n° 414029 du banc n° 95/041, les spécimens n° 414191 et 414285 du banc n° 100/041, le spécimen n° 414628 du banc n° 108/041 et le spécimen n° 414746 du banc 97/041, Zone à *Kotetishvilia nicklesi*, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence ; les spécimens n° 414279, 414579 et 414635 du banc n° 122/831, Zone à *Kotetishvilia nicklesi*, les spécimens n° 414629, 414666 et 414677 des bancs 134b et 134c, Zone à *Nicklesia pulchella*, le spécimen affine n° 414302, du banc n° 122/831, Zone à *Kotetishvilia nicklesi*, coupe n° 831, Le Clos de Barral près La Bastide, Var ; le spécimen n° 414699 du banc n° 113b/836, Zone à *Nicklesia pulchella*, coupe n° 836, Le Clos des Moulins près La Martre, Var ; les spécimens n° 414245, 414246, 414636, 414672, 414741 et 414745, de la Zone à *Nicklesia pulchella*, La Graou près Trigance, Var ; le spécimen n° 414642 de Chateaufieux, Var ; le spécimen n° 414792, du ruisseau des Condamines, La Grange, près Comps-sur-Artuby, et les

spécimens affines n° 414026 et 414742, du même gisement ; les spécimens n° 414156, 414256 et 414257 de la chapelle Saint-Christophe près Broves, Var.

Mensurations

N°	D	H	E	NE	100 E/H	100 H/D
414931	14	7,8	3,2	12	41	55,7
414932	13,2	6,5	3	12	46,1	49,2
414933	16,8	8,7	5,1	14	58,6	51,8
414934	22,3	12,5	6,4	16	51,2	56
414935	15,5	8	3,6	15	45	51,6
414936	11,8	5,7	3,2	13	56,1	48,3
414937	14,5	7,3	4,3	12	58,9	50,3
414939	12,5	7	3,7	15	52,9	56
414941	14,2	7,3	3,9*	14	53,4	51,4
414942	14,4	7,2	4,1	12	56,9	50
414943	14,6	7,8	5,2	5L	66,7	53,4
414949b	12,4	6,4	3,5	12	54,7	51,6
414949c	10,1	5,1	2,8	11	54,9	50,5
414949d	11,7	5,6	4	12	71,4	47,9
414950c	11,5	6	3,1	16	51,7	52,2
414950d	13,3	7,2	3,5	15	48,6	54,1
414950e	12,7	6,6	4,2	11L	63,6	52
414029	18,9	10,9	3,4	17	31,2	57,7
414746	20,7	10,8	3,4	16	31,5	52,2
414302	28,3	15,7	7,8	17	49,7	55,5
414677	24,1	12,2	7,3	11	59,8	50,6
414743	22,5	12,5	5,7	14*	44,9	55,5
414245	19,6	9,9	6	13*	60,6	50,5
414246	19,7	10,5	5	16	47,6	53,3
414636	23,7	12,6	6,9	12	54,8	53,2
414672	23,8	12,3	6,5	13	52,8	51,7
414741	21,5	11,2	6,3	14	56,2	52,1
414745	22,5	11,4	6,6	11	57,9	50,7
414642	26,8	13,6	8	11	58,8	50,7
414026	36,8	19,4	9,5	17	49	52,7
414742	27,7	15,4	7,8	13	50,6	55,6
414768	16,6	8,7	4,3	11	49,4	52,4
414792	25,4	14,2	5,7	16	40,1	55,9
414156	23,7	12,8	7	16	54,7	54
414257	31,2	16,5	8,1	15	49,1	52,9

Diagnose : J. Vermeulen, 2001 b, modifiée ; espèce de petite taille, à coquille lisse au stade juvénile et costulée au stade adulte qui acquiert deux carènes latéro-ventrales au stade juvénile lisse ou au début du stade juvénile costulé. Les côtes sont larges, plates à légèrement concaves sur le ventre et pourvues de deux arêtes latéro-ventrales formant deux carènes longitudinales discontinues. Les sillons intercostaux sont larges et profonds ; ils donnent un profil fortement crénelé très caractéristique. Sur les individus, ce type ornemental apparaît à des hauteurs de tour variables ; il s'atténue au stade adulte tardif où les arêtes latéro-ventrales disparaissent et où le ventre devient arrondi. L'ombilic est généralement peu ouvert.

Description : spécimen n° 414672 ; spécimen à coquille involute laissant voir dans l'ombilic la base des flancs des tours précédents. Le test recouvre entre le tiers et la moitié la plus jeune du dernier tour. Sur cette partie calcitisée, de 6 à 9 mm de hauteur de tour, la moitié interne des flancs est lisse et convexe. Les côtes naissent entre la mi-flanc et la base du tiers externe des flancs ; elles sont larges, mousses, très légèrement incurvées vers l'avant, et séparées par des sillons intercostaux moins larges qu'elles. La profondeur des sillons intercostaux augmente fortement dans la région latéro-ventrale et sur le ventre, réalisant ainsi, avec les côtes, un pourtour fortement crénelé. Les côtes atteignent leur maximum de largeur dans la région latéro-ventrale où elles possèdent une arête bien marquée, courbe longitudinalement. Le ventre, délimité sur les côtes par les arêtes latéro-ventrales, est plat et devient progressivement concave lors de la croissance. La ligne de suture, très peu denticulée, est visible sur une partie non recouverte par le test ; elle possède une première selle latérale divisée en deux parties subsymétriques, par un lobule médian digitiforme. Le lobe latéral, est sub-arrondi et sub-symétrique. La deuxième selle latérale, est spatuloïde et le premier lobe auxiliaire est dissymétrique, son bord latéral interne étant nettement incliné vers l'ombilic.

La loge d'habitation du stade adulte, jusqu'à environ 12 mm de hauteur de tour, est ornée de côtes naissant à la base des flancs. Elles sont d'abord très peu vigoureuses, étroites et légèrement proverses sur le tiers interne des flancs. Sur le tiers médian des flancs elles se renforcent et parfois bifurquent, s'élargissent rapidement, accentuent leur direction proverse puis s'incurvent légèrement pour reprendre une direction sub-radiale. Sur le tiers externe des flancs, légèrement concave, les sillons intercostaux, alors presque aussi larges que les côtes, s'approfondissent. Les côtes sont bien exprimées et deviennent progressivement plus vigoureuses, corrélativement à l'approfondissement des sillons intercostaux. Sur la région latéro-ventrale, les côtes s'élèvent brusquement et leur surface tend vers une orientation parallèle au plan sagittal. Avant d'atteindre les arêtes costales latéro-ventrales, elle forment un faible relief mousse dans le sens longitudinal. Les arêtes costales latéro-ventrales sont bien exprimées et elles délimitent, sur les côtes, une région ventrale légèrement concave. Sur les sillons intercostaux, le ventre est plat à légèrement convexe et son raccordement aux flancs se fait par un coude arrondi.

Au stade adulte tardif, le tiers externe des flancs perd sa concavité. Les côtes sont plus flexueuses, moins larges et moins vigoureuses dans la région latéro-externe. Les arêtes costales latéro-ventrales sont moins proéminentes et la concavité ventrale est remplacée par un méplat. L'ouverture n'est pas conservée. L'ombilic est peu ouvert et la paroi péri-ombilicale abrupte se raccorde au reste des flancs par un coude arrondi.

Variabilité intraspécifique : *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903) est une espèce peu ornée mais dont la costulation présente une variabilité très importante dans l'agencement, l'orientation, la largeur, la longueur et le relief des côtes. Le ventre est plus ou moins large selon les spécimens ; sa largeur est en partie liée à la robustesse des individus. Le stade adulte tardif apparaît à des hauteurs de tour variables.

La taille moyenne des individus augmente au cours du temps, entre la base de la Zone à *Kotetishvilia nicklesi* et la partie inférieure de la Zone à *Nicklesia pulchella*.

Des spécimens très proches morphologiquement de *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903) ont été récoltés à la base de la Zone à *Kotetishvilia compressissima* ; ces formes tardives correspondent à une expression morphologique atavique de l'espèce fille *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841).

Ontogénèse : les tours de spire les plus jeunes sont lisses et le ventre arrondi se raccorde progressivement avec les flancs. La costulation apparaît à des hauteurs de spire très diverses selon les spécimens et à peu près en même temps le raccord entre le ventre et les flancs se fait alors par un coude ou bien une arête bien marquée au niveau des côtes ; le ventre s'aplatit alors progressivement. Ultérieurement, et jusqu'au stade adulte, ce coude se pince et peut alors former des arêtes costales latéro-ventrales constituant une carène discontinue latéro-ventrale marquant nettement la limite entre le ventre et les flancs. Au stade adulte tardif les côtes deviennent moins larges, moins vigoureuses, en particulier sur le ventre et la région latéro-ventrale et les arêtes costales latéro-ventrales disparaissent plus ou moins rapidement. Corrélativement, le ventre redevient arrondi.

Affinités et différences : *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903) diffère des espèces à côtes larges du genre *Arnaudiella* VERMEULEN, 1997 par ses arêtes costales longitudinales péri-ventrales aiguës et son ventre plat ou concave.

Kotetishvilia nicklesi (HYATT, 1903) diffère de *Kotetishvilia leroyi* VERMEULEN, 2001 par une épaisseur moyenne de la section des tours plus faible, une crénulation du ventre plus accentuée à la fin du phragmocône et au stade adulte ; elle en diffère aussi par une costulation plus régulière conservant le même type ornemental fait de côtes externes larges et assez peu en relief du début du stade costulé jusqu'au début du stade adulte tardif.

Kotetishvilia nicklesi (HYATT, 1903) diffère de *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841) par une taille adulte plus faible, un ombilic relativement plus ouvert, une crénulation plus forte de la région ventrale et des arêtes costales longitudinales latéro-ventrales plus aiguës ; elle en diffère aussi par une largeur des côtes plus faible par rapport à la largeur des sillons intercostaux, par une région latéro-ventrale à

concavité souvent plus marquée et au stade adulte, par un arrondissement du ventre à des hauteurs de tour plus faibles.

Les spécimens figurés par E. Avram en 1995 et 1999, récoltés dans la partie supérieure du Barrémien inférieur ou près du sommet du Barrémien inférieur [Avram, 1999, p. 18], n'appartiennent pas, par leur ornementation et leur position stratigraphique, à *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903).

Origine et devenir : *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903) est issue de *Kotetishvilia primitiva* sp. nov. qui occupe une position phylétique charnière entre les genres *Arnaudiella* VERMEULEN, 1997 et *Kotetishvilia* VERMEULEN, 1997. *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903) est l'espèce mère de *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841).

Aire de distribution : *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903) est présente en Espagne [Nicklès, 1890 ; 1894 ; Vermeulen, récoltes personnelles ; Wiedmann, 1962] en France [Vermeulen 1975 ; 1996 a ; 1997 b ; 1998 b], en Algérie (observations personnelles) et peut-être en Roumanie [Avram, 1995].

KOTETISHVILIA leroyi VERMEULEN, 2001

Pl. 19, fig. 1-3

Synonymie

2001b— *Kotetishvilia leroyi* sp. nov. ; Vermeulen, p. 109-112, Pl. 2, fig. 1-3.

Holotype : nous désignons comme holotype le spécimen n° 414024, de notre collection, récolté à la base de la Zone à *Nicklesia pulchella*, ruisseau des Condamines près Comps-sur-Artuby, Var.

Dénomination : cette espèce est dédiée à Lucien Leroy de Taloire près Castellane, Alpes de Haute-Provence.

Localité type : gisement du ruisseau des Condamines près Comps-sur-Artuby, Var.

Strate type : l'holotype et les spécimens affines ont été récoltés à la base de la Zone à *Nicklesia pulchella*. Nous désignons comme strate type le banc n° 134b/831, base de la Zone à *Nicklesia pulchella*, coupe n° 831, Le Clos de Barral près La Bastide, Var, qui a fourni le spécimen n° 414743.

Répartition stratigraphique : nous avons récolté *Kotetishvilia leroyi* sp. nov. à la base de la Zone à *Nicklesia pulchella* ; D. Bert a récolté un spécimen dans un banc situé probablement au sommet de la Zone à *Kotetishvilia nicklesi*.

Matériel étudié : l'holotype n° 414024, Zone à *Nicklesia pulchella*, Ruisseau des Condamines près

Comps-sur-Artuby, Var ; le spécimen n° 414743 du banc n° 134b/831, Zone à *Nicklesia pulchella*, coupe n° 831, Le Clos de Barral près La Bastide, Var ; les spécimens affines n° 414258, Zone à *Nicklesia pulchella*, Barrémien de la chapelle Saint-Christophe près Brovès, Var, n° 414618, Trigance (leg L. Leroy), Var et n° 414662, ruisseau des Condamines près Comps-sur-Artuby, Var.

Mensurations

N°	D	H	E	O	NE	100E/H	100H/D	100O/H
414024	26,1	14,4	7,3	2,4	7L	50,7	55,2	16,7
414743	22,8	12,8	5,7	2,2*	11L	44,5	56,1	17,2

Diagnose : espèce de petite taille, à coquille lisse puis costulée. Sur le phragmocône la costulation est réalisée par des côtes larges, bicarénées, ne s'exprimant bien que sur la région latéro-ventrale et sur le ventre. Entre les carènes latéro-ventrales, le ventre est faiblement concave, ou plat, ou faiblement convexe. Sur le ventre, de largeur variable, les sillons intercostaux sont étroits et très peu profonds. Dans la partie terminale du phragmocône puis sur la chambre d'habitation, les côtes larges s'estompent puis disparaissent. Les carènes latéro-ventrales deviennent alors continues et plus ou moins lisses ; la costulation n'est alors exprimée que sur les flancs, par des côtes étroites, fines, flexueuses et irrégulières. Au stade adulte tardif, les carènes latéro-ventrales s'estompent puis disparaissent et les côtes fines traversent alors le ventre arrondi. Sur les spécimens en notre possession, le stade ornemental à carènes lisses ou presque et à côtes latérales fines est plus ou moins fugace et le dernier type ornemental, à ventre arrondi traversé par les côtes, apparaît à des hauteurs de tour variables. L'ombilic est généralement peu ouvert. La ligne de suture est assez variable dans le détail ; elle est constituée de selles et de lobes larges et peu profonds, plus ou moins denticulés et plus ou moins spatuliformes.

Description : holotype, n° 414024 ; moule interne d'une coquille involute à ombilic très peu ouvert, usé sur le flanc droit sur le dernier quart de tour et sur le ventre, sur environ la moitié du dernier quart de tour. La section est plus haute que large et est tronquée à son sommet par un ventre large.

L'observation s'effectue à partir de 6 mm de hauteur de tour ; dès le début du dernier tour, calcitisé, des ébauches de côtes larges sont perceptibles sur le ventre bicaréné qui transversalement est très faiblement convexe, la région siphonale étant légèrement proéminente. Les flancs sont lisses. Au cours de la croissance, jusqu'à 11,1 mm de hauteur de tour, des côtes larges, très peu élevées et mousses, sont à peine visibles vers la mi-flanc ; ces côtes ne sont bien visibles qu'au niveau des carènes latéro-ventrales qu'elles font

onduler et, sur le ventre. Le tiers externe des flancs est faiblement concave.

De 11,1 mm à 14,5 mm de hauteur de tour les côtes larges s'atténuent et disparaissent très rapidement et corrélativement les carènes latéro-ventrales redeviennent presque lisses longitudinalement ; des côtes flexueuses, peu larges à fines apparaissent alors à la base des flancs et elles prennent une direction proverse puis vers la mi-flanc, où elles présentent leur maximum de vigueur, elles s'incurvent en s'élargissant et prennent une direction sub-radiale. Sur le tiers externe des flancs, concave, elles s'atténuent rapidement et disparaissent. Le ventre large et bicaréné est convexe et la région siphonale est faiblement élevée.

Au-delà de 14,5 mm de hauteur de tour et jusqu'à l'ouverture, le ventre est usé et n'est pas observable. Les côtes flexueuses traversent le tiers externe des flancs en augmentant légèrement de vigueur et en reprenant une direction proverse. Il est fort probable qu'elles traversent le ventre à ce stade, ou à peine plus tard.

À tous les stades l'ombilic est petit et la paroi péri-ombilicale est abrupte ; elle se raccorde avec le reste des flancs par un coude arrondi.

La ligne de suture possède un lobe siphonal peu profond et évasé dont la partie centrale est occupée par une petite selle digitiforme. Le lobe latéral, faiblement denticulé, est à peine plus profond que large, à terminaison trifide dissymétrique. La première selle latérale empiète légèrement sur le ventre et est à peu près aussi haute que large ; son sommet est échancré par des petits lobules dont le plus grand est très étroit et profond et à terminaison trifide. Ce lobule coupe le sommet de la première selle latérale de façon dissymétrique, la partie la plus large étant du côté interne des flancs. La deuxième selle latérale, spatuliforme, très large et à peine plus haute que large, est très peu découpée et sa partie supérieure semble déversée vers l'intérieur des flancs à cause de la forte courbure de son côté interne. Le sommet de cette deuxième selle latérale possède un petit lobule peu profond qui, comme pour la première selle latérale, crée une dissymétrie où la partie la plus large est du côté interne des flancs. Le lobe auxiliaire jouxtant la deuxième selle latérale est environ deux fois plus profond que large et a une terminaison trifide. Les selles auxiliaires suivantes sont mal visibles.

Ontogenèse : sur les spécimens étudiés, les quatre derniers stades ontogéniques sont distinguables mais il est fort probable que le stade juvénile n° 1, à coquille lisse et à ventre arrondi non caréné existe, comme chez toutes les autres espèces du genre.

Stade 2 : coquille lisse et bicaréné. A ce stade juvénile, le ventre est plus ou moins plat et limité par deux carènes latéro-ventrales continues.

Stade 3 : à ce stade juvénile tardif, la coquille possède des côtes larges bicarénées exprimées essentiellement sur la région latéro-ventrale et sur le ventre.

Stades adultes 4 et 5 : le stade adulte n° 4 est caractérisé par la très forte atténuation ou la disparition des côtes larges induisant la réalisation de carènes latéro-ventrales lisses ou presque et de côtes latérales plus ou moins fines. Le stade adulte n° 5, ou stade adulte tardif, correspond à l'atténuation puis la disparition des carènes latéro-ventrales et l'acquisition d'un ventre arrondi traversé par les côtes fines.

Variabilité intraspécifique : les côtes larges de *Kotetishvilia leroi* VERMEULEN, 2001 sont plus ou moins nombreuses et leur vigueur sur le ventre est variable. Les côtes larges bicarénées apparaissent à des hauteurs de tour variables. Le stade n° 4, à carènes lisses ou presque et à côtes latérales se réalise également à des hauteurs de tour variables et est plus ou moins fugace, voire parfois absent. Les côtes fines et flexueuses naissent sur les flancs à des hauteurs variables et leur largeur est variable ; elles peuvent aussi être simples, bifurquées ou groupées en faisceaux irréguliers mais les côtes simples sont dominantes. Lorsque la coquille est conservée, des stries filiformes supplémentaires suivent le tracé des côtes ; il nous est impossible actuellement de savoir si ces stries correspondent à des côtes très fines ou sont des stries d'accroissement.

La variabilité de la ligne de suture porte essentiellement sur la denticulation plus ou moins accusée des éléments suturaux et sur les largeurs relatives du lobe latéral et des deux premières selles latérales.

Affinités et différences : *Kotetishvilia leroi* VERMEULEN, 2001 diffère de *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903), et de toutes les autres espèces du genre, par l'existence de ses nombreux stades ontogéniques et en particulier par ses stades n° 4 et 5 ; elle en diffère aussi par des côtes ventrales dont la vigueur est généralement plus faible, à hauteur de tour égale, que celle des côtes de *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903).

Origine et devenir : *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903) est l'espèce mère potentielle de *Kotetishvilia leroi* VERMEULEN, 2001. *Kotetishvilia leroi* VERMEULEN, 2001 n'a pas de descendance.

Aire de distribution : *Kotetishvilia leroi* VERMEULEN, 2001 n'a été récoltée jusqu'à présent que dans le Sud-Est de la France.

KOTETISHVILIA compressissima (D'ORBIGNY, 1841)

Pl. 2, fig. 7, 8 ; Pl. 20, fig. 1-12 ; Pl. 21, fig. 1-11 ;
Pl. 22, fig. 1-7

Synonymie

- 1841 – *Ammonites compressissimus*, d'Orbigny ; d'Orbigny, p. 210, 211, Pl. 61, fig. 4, 5.
non 1856 – *Ammonites compressissimus* d'Orb. ; Karsten, Pl. II, fig. 9.
non 1886 – *Ammonites compressissimus* d'Orb. ; Karsten, Pl. II, fig. 9.

- non 1887 – *Ammonites compressissimus* d'Orb. ; Karsten, Pl. II, fig. 9.
non 1890 – *Pulchellia compressissima* D'ORB. sp. ; Nicklès, p. 8, 9, Pl. I, fig. 1-5 ; Pl. III, fig. 1.
non 1894 – *Pulchellia compressissima* ORB. sp. ; Nicklès, p. 36-38, Pl. V, fig. 3.
non 1894 – *Pulchellia compressissima* ORB. sp. ; Nicklès, p. 36-38, Pl. V, fig. 1, 2, 4-6.
? 1888 – *Pulchellia pulchella* d'Orb. sp. ; Kilian, p. 677, 678, Pl. XVIII, fig. 2.
non 1897 – *Pulchellia compressissima* D'ORB. ; Gerhardt, p. 140-142, Pl. III, fig. 1.
non 1903 – *Pulchellia compressissima* (d'Orbigny) ; Hyatt, p. 142, Pl. XVII, fig. 9-12.
non 1938 – *Pulchellia compressissima* d'Orbigny ; Roschen, p. 115, 116, Pl. II, fig. 3-10.
non 1965 – *Pulchellia compressissima* (d'Orb.) ; Breskovski, Pl. 1, fig. 4 et 10.
non 1966 – *Pulchellia compressissima* (d'Orbigny) ; Breskovski, p. 107-108, Pl. X, fig. 10.
non 1967 – *Pulchellia compressissima* (d'Orb.) ; Dimitrova, Pl. LXXX, fig. 3, 4.
? 1969 – *Nicklesia pulchella* (D'Orbigny) ; Nagy, p. 208, Pl. I, fig. 1, 2.
? 1974 – *Pulchellia nicklesi* Hyatt ; Akopian in Abramian et al., p. 268, Pl. 94, fig. 4a-c.
1976 – *Pulchellia aff. changarnieri* Sayn ; Avram, p. 51, Pl. V, fig. 7.
non 1980 – *Pulchellia compressissima* (d'Orb.) Hyatt, 1903, Pl. XVII, fig. 9-12 ; Kotetishvili, p. 78, fig. 1-4 in fig. 8.
non 1980a – *Pulchellia compressissima* (d'Orb.) Dimitrova, 1967, Pl. LXXX, fig. 3, 4 ; Kotetishvili, p. 78, fig. 7, 8 in fig. 8.
1980a – *Psilotissotia (Subpulchellia) compressissima* (d'ORB.) ; Vermeulen, Pl. I, fig. 1-6.
? 1995 – *Subpulchellia nicklesi* HYATT ; Avram, Pl. 19, fig. 11.
? 1995 – *Pulchellia (Nicklesia) pulchella* D'ORBIGNY sensu KILIAN 1888 (or *Subpulchellia compressissima* (D'ORBIGNY) ; Cecca, Faraoni, Marini et Pallini, Pl. 2, fig. 1.
1996a – *Subpulchellia compressissima* (D'ORBIGNY) ; Vermeulen, Pl. 1, fig. 14-16.
1997b – *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY) ; Vermeulen, p. 118, Pl. 1, fig. 3-6.
? 1998 – *Pulchellia compressissima* (D'Orb.) ; Kvantaliani et Sakhelashvili, p. 126-130, fig. 1a à 1e.
1998c – *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841) ; Vermeulen, Pl. 1, fig. 3, 4 ; Pl. 2, fig. 11, 12.

- 1999a– *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841); Vermeulen, p. 451-454, Pl. 1, fig. 8-10; Pl. 2, fig. 1-3, 6, 7, 10-12.
- 1999 – *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY); Avram, p. 17, 18, Pl. 2, fig. 1.
- non 1999 – *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY); Avram, Pl. 2, fig. 2, 3.
- 2001b– *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841); Vermeulen, p. 112-116, Pl. 2, fig. 4-7, 10-13; Pl. 3, fig. 1-8.

Holotype : le spécimen décrit et figuré par d'Orbigny [1841], p. 210, 211, Pl. 61, fig. 4, 5.

L'holotype appartenant à la collection Duval, a longtemps été considéré comme perdu ; nous l'avons retrouvé dans la collection d'Orbigny sur la plaquette n° 5388-1, étiquetée *P. compressissima*, Urgonien - Robion et numéroté B 14977. Son identification est basée sur les critères suivants :

- la localité type est Robion, Alpes de Haute-Provence ;
- l'holotype est bien « à l'état de moule d'un calcaire compact jaunâtre » en surface et beige clair à l'intérieur ;
- l'ouverture présente une cassure à la base du flanc droit qui est exactement reproduite sur la figure 5 de la planche 61, sur le flanc gauche par reproduction symétrique.

Il existe cependant des différences entre la figuration originale et l'holotype ; la figure 4, Pl. 61, par rapport à l'holotype de conservation très moyenne, est nettement idéalisée ; le premier quart du dernier tour est représenté costulé alors qu'il est lisse sur l'holotype. Le quart de tour suivant est représenté bien festonné alors qu'il l'est faiblement sur l'holotype. Le dernier demi-tour sur le flanc gauche, non représenté par A. d'Orbigny, est très abimé et ne permet pas l'étude de l'ornementation. Bien que l'holotype soit légèrement pincé, la costulation est visible sur le ventre. Sur les flancs, les côtes plates et peu vigoureuses descendent moins bas que ce qui est indiqué sur la figure 4.

Hypotypes : les spécimens n° 414013, 414014, 414016, 141017 et 414048, de notre collection.

Dénomination : pour sa faible épaisseur.

Localité type : Robion près Castellane, Alpes de Haute-Provence.

Strate type : nous avons désigné comme strate type [Vermeulen, 1999], le banc n° 116/041 du stratotype d'Angles de la Zone à *Kotetishvilia compressissima*.

Matériel étudié : l'holotype, spécimen n° 5388-1, B 14977, collection d'Orbigny, Muséum d'Histoire Naturelle de Paris ; spécimens n° 414015, 414016, 414017, 414124, 414200, 414687 et 414997, du banc 116/041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence ; spécimens n° 414013, 414014, 414040,

414041, 414048, 414116, 414117, 414125, 414235, 414759, du banc 135/831, spécimens n° 414123, 414220 et 414749, du banc 136/831, spécimens n° 414126, 414142, 414760 et 414946, du banc 137a/831, spécimen n° 414617, banc n° 137/831, le Clos de Barral près La Bastide, Var ; spécimen n° 414253 de Comps-sur-Artuby, Var ; spécimens n° 414583 et 414600 du banc n° 7/FONC, Sierra de Foncalent, Province d'Alicante, Espagne.

Mensurations

N°	D	H	E	N	Nt	100 E/H	100 H/D
Pal. fr.	33	19,5	8	14	26	41	59,1
Holotype	32,2	18,7	8,3	14	22	44,4	58,1
414013	30,7	17	8,4	13	26	49,4	55,4
414014	30,4	16,6	8	12	21	48,2	54,6
414040	39,3	22,7	11,8	13	23	52	57,8
414041	36,9	20,4	10,4	13	23	51	55,3
414048	30,7	18,1	9,3	15	28	51,4	59
414116	30,9	17,8	8,5	13	24	47,7	57,6
414142	20	11,4	4,9	8L	8L	43	57
414220	24,1	14,2	6,9	23*	/	48,6	58,9
414235	32,8	18,3	8,3	13	/	45,3	55,8
414617	25,9	14,8	6,8	19	/	45,9	57,1
414015	32,9	18,6	8	18	/	43	56,5
414016	29,3	17,2	7,3	17	/	42,4	58,7
414017	22	12,6	5,8	13	/	46	57,3
414124	50,2	28,4	13,5	17	/	47,5	56,6
414200	18,2	9,8	5,8	9	/	59,2	53,8
414687	20,6	11,9	6,9	11	/	58	57,8
414997	42,8	24,4	10,8	15	25*	44,3	57
414583	26,7	16,1	7,8	18L	/	48,4	60,3

Diagnose : J. Vermeulen, 2001 b, modifiée ; espèce à port involute et discoïde. Les tours jeunes peuvent être costulés ou lisses. La partie interne des flancs est très souvent lisse ou ornée de côtes fines, très peu vigoureuses, qui sont remplacées chez les morphotypes robustes par des côtes larges et mousses. La moitié externe des flancs est ornée de côtes plates, régulières, plus ou moins vigoureuses et souvent légèrement proverses. Ces côtes ont leur relief maximum sur les bords du ventre où elles sont plus ou moins pincées dans le sens longitudinal et elles traversent le ventre sans s'interrompre. Le ventre, plat ou concave, est plus ou moins large selon la robustesse des individus ; il devient convexe à la fin du stade adulte, ou au stade adulte tardif et, corrélativement, la costulation devient moins vigoureuse. L'ombilic est fermé. La région péri-ombilicale abrupte se raccorde progressivement au reste des flancs.

Description : holotype ; spécimen, légèrement déformé *post-mortem*, observable à partir d'une hauteur de tour de 7,5 mm. À ce stade, la coquille est lisse. Les flancs sont convexes et le maximum d'épaisseur est situé vers le tiers interne des flancs. Le ventre est très faiblement

convexe et se raccorde avec les flancs en un coude brusque rendant ainsi les bords du ventre subcarénés.

Vers une hauteur de tour de 8,5 mm la costulation apparaît ; elle se manifeste tout d'abord par de légères ondulations de la région ventrale aplatie qui progressivement s'accroissent et se prolongent, sous forme de côtes larges et plates, jusqu'à la base du tiers externe des flancs.

À 13 mm de hauteur de tour des côtes externes bien individualisées se forment ; elles s'effacent vers la base du tiers externe des flancs.

Sur le dernier tiers de tour, vers 15 mm de hauteur, la région latéro-ventrale est pseudo-carénée sur le flanc droit, du fait du pincement *post-mortem* du spécimen. Les côtes s'effacent vers la mi-flanc. Le flanc gauche est mal conservé sur près de la moitié du dernier tour.

La ligne de suture n'est pas étudiable.

Variabilité intraspécifique : sur les spécimens mesurés, le nombre de côtes varie de 9 à 23 par demi-tour de spire ; il est plus faible sur les spécimens robustes que sur les spécimens graciles. Chez les morphotypes robustes la costulation est plus rigide et plus vigoureuse ; elle apparaît plus tôt que celle des morphotypes graciles et les côtes, dans la région latéro-externe s'élargissent légèrement, annonçant ainsi la réalisation de la morphologie de l'espèce fille *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890) ; dans la moitié interne des flancs les bifurcations des côtes peuvent être proéminentes.

Sur le ventre, la variabilité de la vigueur des côtes (festons) semble moins liée à la robustesse des individus que celle qu'on observe sur les flancs.

La largeur du ventre varie également ; elle est généralement plus faible chez les spécimens graciles que chez les spécimens robustes.

La variabilité de la section est assez faible ; l'écart entre les valeurs extrêmes mesurées de 100 E/H est de 16,8%.

La variabilité du taux d'involution est très faible ; l'écart entre les valeurs extrêmes de 100 H/D est de 6,5%.

Les carènes mousses latéro-ventrales disparaissent au stade adulte tardif à des hauteurs de tour variables. Le nombre restreint de spécimens que nous avons observés ne permet pas d'interpréter cette variation (voir le cas de *Kotetishvilia changarnieri*).

Ontogenèse : nous n'avons pas observé les tours les plus jeunes. Le stade bicaréné et acostulé est déjà réalisé sur quelques spécimens pour une hauteur de 5 mm mais, sur la majorité des spécimens que nous avons étudiés, la costulation est déjà exprimée à cette hauteur de tour. Au stade adulte tardif les côtes deviennent plus fines et plus flexueuses qu'au stade adulte et les carènes latéro-ventrales disparaissent ; corrélativement, le ventre s'arrondit.

Affinités et différences : *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841) a longtemps été confondue avec son espèce mère *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903).

Les principales différences entre ces deux espèces sont les suivantes :

- à taille égale, le port de *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841) est généralement plus discoïde ;
- les sillons intercostaux de *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841) sont moins profonds et plus étroits que ceux de *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903), notamment sur le ventre ;
- les côtes de *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841) sont relativement moins vigoureuses, plus rapprochées et plus larges sur le ventre que celles de *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903) et le pourtour en est donc moins fortement crénelé ;
- chez *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841), sur les côtes, les bords du ventre sont généralement moins tranchants et ces « carènes » costales péri-ventrales y disparaissent à une hauteur de tour beaucoup plus grande ;
- la taille moyenne adulte de *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841) est beaucoup plus grande que celle de l'adulte de *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903) ;
- *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841) a sa phase acméique dans la partie inférieure de la zone qu'elle caractérise alors que *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903) a sa phase acméique de la base de la zone qu'elle caractérise à la base de la Zone à *Nicklesia pulchella*. Les phases acméiques de ces deux espèces sont donc séparées par un intervalle stratigraphique correspondant à presque toute la Zone à *Nicklesia pulchella*.

Kotetishvilia compressissima (D'ORBIGNY, 1841) peut aussi être confondue avec certains morphotypes tardifs de *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841) qui lui sont contemporains et qui acquièrent une région ventrale sub-aplatie. De façon générale le ventre de ces *Nicklesia* est arrondi chez les individus jeunes alors qu'il est faiblement convexe à plat chez *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841). À un stade plus âgé, le ventre des morphotypes tardifs de *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841) est moins plat et moins bien délimité sur ses bords que celui de *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841). La costulation est aussi souvent plus vigoureuse et mieux marquée sur la partie interne des flancs chez les morphotypes tardifs de *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841) que chez *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841).

Kotetishvilia compressissima (D'ORBIGNY, 1841) est très proche de *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890) ; elle en diffère, aux abords du ventre, par des côtes relativement moins élargies vers l'avant, par des sillons intercostaux plus profonds et souvent moins étroits. La taille moyenne de *Kotetishvilia compressissima*

(D'ORBIGNY, 1841) est plus faible [Vermeulen, 1997b] que celle de *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890). Les répartitions stratigraphiques de ces deux espèces sont différentes ; *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841) apparaît à la base de la Sous-Zone qu'elle caractérise et disparaît à la base de la Sous-Zone à *Subtorcapella defayi*, alors que *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890) apparaît à la base de la Sous-Zone à *Subtorcapella defayi*, montre son maximum de fréquence dans la Zone à *Coronites darsi* et disparaît dans la partie basale du Barrémien supérieur. Quelques rares spécimens morphologiquement intermédiaires existent entre ces deux espèces directement liées.

Kotetishvilia compressissima (D'ORBIGNY, 1841) diffère de *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962) par un stade lisse non costulé généralement plus bref, par des carènes latéro-ventrales moins aiguës, non continues et qui disparaissent moins rapidement ; elle en diffère aussi par des côtes plus vigoureuses apparaissant souvent sur la moitié interne des flancs ou à la mi-flanc. La taille moyenne adulte de *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841) est plus grande que celle de *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962).

Les spécimens classés dans *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841) par Avram [1999, Pl. 2, fig. 2, 3] montrent, dans la région latéro-ventrale et surtout sur le ventre, des côtes très élargies séparées par des sillons très peu profonds ; par ces caractères, ils sont beaucoup plus proches de *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890).

Origine et devenir : *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841) est issue de *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903).

À partir de *Kotetishvilia compressissima* (D'ORB., 1841) un processus de cladogenèse sépare *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890) et *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962).

Aire de distribution : du fait de la confusion fréquente avec *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903), beaucoup de citations de *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841) par les anciens auteurs sont erronées et elles ne peuvent donc pas être prises en considération. *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841) est fréquente dans le Sud-Est de la France ; nous l'avons également récoltée dans la coupe de la sierra de Foncalent près Alicante, Espagne et un spécimen de la collection H. Hermite, récolté à Cabria, Majorque, est conservé dans les collections de l'Institut Dolomieu à Grenoble. Nous avons observé des spécimens de Hongrie. Le spécimen figuré par Avram [1995] n'appartient pas à l'espèce *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903) mais est, soit une *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841), soit un représentant tardif de *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841). Dans la première hypothèse, l'aire de distribution de *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841) s'étendrait jusqu'en Roumanie.

KOTETISHVILIA changarnieri (SAYN, 1890)

Pl. 22, fig. 8-10 ; Pl. 23, fig. 1-9 ; Pl. 24, fig. 1-3 ;
Pl. 25, fig. 1-7

Synonymie

- 1890 – *Pulchellia changarnieri* nov. sp. ; Sayn, p. 25, 26, Pl. I, fig. 13.
- ? 1903 – *Pulchellia compressissima* (d'Orbigny) ; Hyatt, p. 142, Pl. XVII, fig. 9-12.
- 1912 – *Pulchellia changarnieri* Sayn ; Joleaud, p. 127, Pl. I bis, fig. 37, 38.
- non 1967 – *Pulchellia changarnieri* Sayn ; Dimitrova, Pl. LXXX, fig. 5.
- ? 1969 – *Nicklesia pulchella* (D'Orbigny) ; Nagy, p. 208, Pl. I, fig. 1, 2.
- 1974 – *Pulchellia changarnieri* Sayn ; Akopian in Abramian *et al.*, p. 267, 268, Pl. 94, fig. 1a-d.
- ? 1976 – *Pulchellia* aff. *changarnieri* Sayn ; Avram, Pl. V, fig. 7.
- ? 1980 – *Subpulchellia changarnieri* Sayn ; Kotetishvili, p. 84, Pl. X, fig. 7.
- 1997b – *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN) ; Vermeulen, Pl. 1, fig. 7-10 ; Pl. 2, fig. 3, 4.
- non 1997b – *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN) ; Vermeulen, Pl. 1, fig. 11, 12.
- ? 1998 – *Pulchellia compressissima* (d'Orb.) ; Kvantaliani et Sakhelashvili, p. 126-130, fig. 1a à 1e.
- 1999 – *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY) Avram, Pl. 2, fig. 2, 3.
- ? 1999 – *Kotetishvilia* cf. *changarnieri* (SAYN) ; Avram, p. 17, Pl. 2, fig. 4.
- 2001b – *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890) ; Vermeulen, p. 116-121, Pl. 4, fig. 1-5 ; Pl. 5, fig. 8-11.

Holotype : spécimen de la collection C. Heinz, figuré par G. Sayn en 1890, Pl. I, fig. 13 dont un moulage est conservé à la Faculté des Sciences de Lyon, Rhône.

Hypotypes : les spécimens n° 414018 et 414049, banc n° 141/831 et n° 414037, banc n° 142a/831, Le Clos de Barral près La Bastide, Var ; spécimen n° 414189 de la coupe du ruisseau des Condamines, La Grange près Comps-sur-Artuby, Var ; spécimen n° 414659, Barrémien de la chapelle Saint-Christophe près Broves, Var.

Localité type : Barrémien du Djebel Ouach, Algérie.

Localité hypotypique : Le Clos de Barral près La Bastide, Var.

Strate type : banc 141/831, Le Clos de Barral près La Bastide, Var.

Répartition stratigraphique : *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890) apparaît à la base de la Sous-Zone à

Subtorcapella defayi et disparaît dans la partie basale du Barrémien supérieur.

Matériel étudié : le moulage de l'holotype ; les spécimens n° 414275, du banc n° 120/041, Sous-Zone à *Subtorcapella defayi*, n° 414625, du banc n° 136/041, Zone à *Coronites darsi*, n° 414090, du banc n° 140/041, base de la Zone à *Holcodiscus uhligi*, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence ; le spécimen n° 414608, banc n° 140/831, les spécimens n° 414018, 414019, 414049 et 414639, banc n° 141/831, le spécimen n° 414037, banc n° 142a/831, le spécimen n° 414020, banc n° 142c/831, le spécimen n° 414947, banc n° 144/831, Le Clos de Barral, Var ; les spécimens n° 414158, 414159, 414160, 414162, 414163, 414170, 414172, 414173, 414174, 414262, 414627, 414659, 414661 et 414698, chapelle Saint-Christophe près Broves, Var ; les spécimens n° 414011, 414319, 414620 et 414622, banc n° 18/062, chapelle Saint-Martin près Escragnolles, Alpes-Maritimes ; les spécimens n° 414166, 414175, 414177, 414178, 414197, 414205, 414206, 414670, 414690 et 414736 de La Saurée près Tourrette-Levens, Alpes-Maritimes ; les spécimens n° 414030, 414189 et 414231, coupe n° 833, ruisseau des Condamines, La Grange près Comps-sur-Artuby, Var ; le spécimen n° 414155, banc n° 11/FONC, le spécimen n° 414587, banc n° 12/FONC et le spécimen n° 414982, sierra de Foncalent près Alicante, Espagne.

Diagnose : espèce à coquille discoïdale, involute, lisse chez le jeune et portant deux carènes latéro-ventrales non ondulées délimitant un ventre aplati.

À un stade plus âgé apparaissent des côtes plates et larges qui s'élargissent fortement vers l'avant aux abords des carènes latéro-ventrales discontinues. Sillons intercostaux très étroits sur le ventre par rapport à la largeur des côtes. Ventre légèrement concave à plat, s'arrondissant au stade adulte tardif.

Descriptions : hypotype n° 414049 ; spécimen adulte de grande taille, bien conservé sur les deux-tiers du dernier tour environ. Coquille à port involute, à section transversale élancée, tronquée sur le ventre. Les côtes naissent dans le quart interne des flancs ; elles s'élargissent très rapidement et, vers le haut du tiers interne des flancs, se renforcent et forment des nodosités mousses pouvant être à l'origine de bifurcations. Lorsqu'il n'y a pas de bifurcation, les côtes principales sont séparées par des côtes intercalaires qui naissent vers la base du tiers externe des flancs. Toutes les côtes sont semblables dans la région latéro-externe et sur le ventre. Les côtes, entre leurs points d'apparitions et les nodosités mousses, ont une direction très faiblement proverse ; dans la partie médiane des flancs, après les points de bifurcation lorsqu'ils existent, elles prennent une direction radiale et, sur le tiers externe des flancs, elles reprennent une direction proverse. Avant d'atteindre les arêtes latéro-ventrales, elles s'élargissent brusquement vers l'avant, accentuant ainsi la direction proverse du bord costal antérieur jusqu'aux arêtes latéro-ventrales.

Sur la moitié inférieure des flancs, les sillons intercostaux sont larges ; leur largeur diminue sur le tiers externe des flancs et surtout dans la région latéro-ventrale, corrélativement à l'élargissement des côtes.

La région ventrale, faiblement concave, est délimitée sur les côtes par les arêtes latéro-ventrales qui donnent un pourtour faiblement crénelé dans le sens spiral. Les arêtes latéro-ventrales sont absentes dans les sillons intercostaux et le ventre s'y raccorde aux flancs par un coude arrondi. Sur le ventre, la largeur des sillons intercostaux est environ cinq fois plus faible que celle des côtes. Près de l'ouverture, le ventre s'aplatit.

L'ombilic est très étroit et son diamètre est inférieur à 10% de la hauteur de tour correspondante. La paroi péri-ombilicale, abrupte, se raccorde progressivement avec la base des flancs qui descend vers lui.

La ligne de suture, peu visible, montre une selle latérale large et un lobe latéral large et arrondi.

Spécimen n° 414736 ; spécimen à port involute et à section transversale élancée. La région ventrale est étroite, faiblement convexe, et délimitée, sur les côtes, par les arêtes latéro-ventrales. L'ornementation, entre 8 mm et 16,2 mm de hauteur de tour, consiste en côtes larges et plates, toutes semblables, qui naissent vers la mi-flanc et prennent une direction radiale. Sur le tiers externe des flancs, légèrement concave, ces côtes deviennent un peu plus vigoureuses. Avant d'atteindre les arêtes latéro-ventrales, elles s'élargissent brusquement et surtout vers l'avant, donnant ainsi un pourtour faiblement crénelé dans le sens spiral. Les arêtes latéro-ventrales, très faiblement arrondies et absentes dans les sillons intercostaux, délimitent une région ventrale concave, largement ondulée dans le sens spiral. Les sillons intercostaux, très larges sur une partie du tiers externe des flancs, rétrécissent brusquement dans la région latéro-ventrale, corrélativement à l'élargissement des côtes ; ils sont un peu plus profonds sur le ventre mais y restent très étroits en regard de la largeur des côtes.

Au-delà de 16,2 mm de hauteur et jusqu'à l'ouverture, les côtes naissent sur le tiers interne des flancs et prennent une direction proverse. Sur le tiers médian et le tiers externe des flancs elles se renforcent et prennent une direction radiale. Avant d'atteindre les arêtes latéro-ventrales elles s'élargissent brusquement, surtout vers l'avant, un peu comme si elles reprenaient une direction fortement proverse, sub-spirale. Les sillons intercostaux sont très larges sur le tiers médian et une partie du tiers externe des flancs ; comme sur la partie la plus jeune, ils rétrécissent brusquement dans la région latéro-ventrale, corrélativement à l'élargissement des côtes et sont un peu plus profonds sur le ventre ; ils y restent très étroits en regard de la largeur des côtes.

À ce stade, le ventre est étroit et concave transversalement.

Vers 9 mm de hauteur de tour, la ligne de suture, assez mal visible dans le détail, montre un lobe siphonal

étroit légèrement décalé vers le flanc droit ; cette hélicotropie dextrogyre, est fréquente chez les PULCHELLIIDAE [Nicklès, 1894]. La première selle latérale, massive, est échancrée vers son milieu par un petit lobule peu profond. Le lobe latéral, à côtés abrupts, est presque aussi large que profond ; sa base est arrondie. Ces éléments suturaux semblent peu découpés. La deuxième selle latérale ainsi que les éléments auxiliaires sont mal visibles.

Mensurations

N°	D	H	E	N	100 E/H	100 H/D
Type (M)	23,5	14	7	8*	50	59,6
414090	31,1	17,2	5,5	10	32	55,3
414018	25,7	14,4	7,3	9	50,7	56
414019	39,3*	22	9,5*	11	43,2	56
414020	32,2	17,9	9,2	8	51,4	55,6
414037	44,3	24	12,3	11	51,2	54,2
414049	56,4	32,3	17	12	52,6	57,3
414608	26	14,2	7,1	12	50	54,6
414158	33,6	18,5	8,5	8	45,9	55,1
414159	32	17,4	9,3	9	53,4	54,4
414160	25,8	14,7	7,2	9	49	57
414162	36,1	21	10,1	10	48,1	58,2
414163	30,2	17,6	8,6	11	48,9	58,3
414170	39,5	23,3	11,5	11	49,4	59
414173	47,5	27,3	11,9	12	43,6	57,5
414659	34,5	20,5	9,5	9	46,3	59,4
414011	38	21,2	10,2	9	48,1	55,8
414319	45,8	26	13,1	9	50,4	56,8
414622	31,2	17,8	7,8	9	43,8	57
414175	33,8	19,4	9,6	9	49,5	57,4
414177	27	14,1	7,9	11	56	52,2
414178	26,2	14,8	6,7	11	45,3	56,5
414197	39,6	21,8	12,4	10	56,9	55
414206	19,2	10,9	5,6	9	51,4	56,8
414670	23,7	13,2	6,3	9	47,7	55,7
414690	25,9	14,8	7,3	10	49,3	57,1
414736	33,1	18,5	8,6	9	46,5	55,9
414030	63,7	37	19,3	9	52,2	58,1
414189	24,9	14,2	6,9	9	48,6	57
414231	41,3	24,7	11,4	9	46,1	59,8
414155	42,6	24,6	11,4	9	46,3	57,7
414982	17,2	9,7	5,5	5L	56,7	56,4

Variabilité intraspécifique : la variabilité intraspécifique de *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890) est sensiblement la même que celle de *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841) mais l'ampleur des variations est beaucoup plus faible chez l'espèce fille. Sur les spécimens mesurés, le nombre de côtes varie très peu, de 8 à 12 par demi-tour de spire pour les spécimens totalement costulés ; la valeur moyenne est proche de

10. Cette très faible variabilité du nombre de côtes est rare chez les PULCHELLIIDAE. Les mesures de la section et le taux d'involution ont également une faible variabilité ; l'écart entre les valeurs extrêmes est de 13,7% pour la section et de 5,6% pour le taux d'involution. Ce dernier écart, très faible, s'explique par la forte involution des coquilles, ne donnant à l'ombilic qu'une taille très faible, même aux stades adulte et adulte tardif.

Les carènes latéro-ventrales disparaissent au stade adulte tardif à des hauteurs de tour variables ; le nombre de spécimens en notre possession ne permet pas d'expliquer totalement ce fait. L'existence d'un dimorphisme peut être envisagée et les spécimens de petite taille possèdent le plus souvent une région ventrale plus étroite, à hauteur de tour égale, que celle des spécimens de grande taille. L'association des caractères, petite taille adulte-région ventrale étroite est peut-être un critère permettant de distinguer un dimorphisme chez les PULCHELLIIDAE.

Ontogenèse : sur le spécimen hématisé n° 414982 de la Sierra de Foncalent, les carènes latéro-ventrales sont déjà réalisées au début du dernier tour, à 3,5 mm de hauteur de tour. Le stade bicaréné, sans côtes externes, est réalisé jusqu'à des hauteurs de tour variables ; sur les spécimens de notre collection montrant le stade bicaréné juvénile, l'apparition des côtes ventrales se fait entre 5,2 mm et 10,5 mm de hauteur de tour. Le stade adulte tardif, caractérisé par la disparition des carènes latéro-ventrales se manifeste à des hauteurs de tour diverses.

Affinités et différences : *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890) a été peu figurée jusqu'à présent. Elle peut être confondue avec des spécimens de *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841) qui possèdent un net élargissement des côtes dans la région latéro-ventrale. Quelques rares spécimens, intermédiaires morphologiquement entre ces deux espèces, sont parfois de détermination délicate. Par rapport à *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841), *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890) a une taille adulte plus élevée [Vermeulen, 1996], des côtes ventrales relativement plus larges et par conséquent des sillons intercostaux relativement plus étroits dans la région latéro-ventrale et sur le ventre.

Origine et devenir : *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890) est issue de *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841). En l'état des connaissances, *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890) est une fin de lignée.

Aire de distribution : *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890) a été découverte en Algérie [Sayn, 1890] ; nous l'avons récoltée à la sierra de Foncalent, Espagne, et dans le Sud-Est de la France. Nous avons observé des spécimens récoltés au mont Berzsek, Hongrie. V.T. Akopian a figuré un spécimen d'Arménie [Abramian *et al.*, 1974]. Les spécimens figurés par Kvantaliani et

Sakhelashvili [1998] sous le nom de *Pulchellia compressissima* pourraient appartenir à *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890) ou alors représenter des spécimens intermédiaires entre *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841 et *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890) ; cette observation est basée sur l'examen des photographies originales que I. Kvantaliani nous a courtoisement envoyées. Aucune faune associée aux spécimens géorgien n'est citée et il est peu aisé dans ce cas d'avoir une interprétation totalement fiable. Dans le cas où ces spécimens appartiendraient à *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890), l'aire de distribution de cette espèce s'étendrait alors jusqu'à la Géorgie.

KOTETISHVILIA (?) *prahovens*
(AVRAM & STEFANESCU, 1965)

Holotype : spécimen n° IGP 8873 figuré par Stefanescu *et al.*, 1965, p. 353, fig. 2.

Cette espèce, classée avec doute dans le genre *Kotetishvilia* VERMEULEN, 1997 par E. Avram en 1999, a été créée pour un spécimen dont la région ventrale n'est pas visible [Avram, 1999, p. 19]. Si le classement dans le genre *Kotetishvilia* VERMEULEN, 1997 était confirmé ultérieurement, ce spécimen pourrait alors n'être qu'une expression morphotypique robuste de *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841) ou de *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890).

KOTETISHVILIA armenica (AKOPIAN, 1962)

Pl. 26, fig. 1-10

Synonymie

- ? 1903 – *Pulchellia compressissima* (d'Orbigny) ; Hyatt, Pl. XVII, fig. 9-12.
- 1962 – *Pulchellia armenica* n. sp. ; Akopian, p. 213, Pl. II, fig. 6, 7.
- ? 1965 – *Pulchellia compressissima* (d'Orb.) ; Breskovski, Pl. I, fig. 4.
- ? 1966 – *Pulchellia compressissima* (d'Orb.) ; Breskovski, p. 107-108, Pl. X, fig. 10.
- ? 1967 – *Pulchellia compressissima* (d'Orb.) ; Dimitrova, p. 164, Pl. LXXX, fig. 3, 4.
- ? 1969 – *Subpulchellia* sp. ; Nagy, p. 209, Pl. I, fig. 5.
- 1972 – *Pulchellia armenica* Akopian, 1962 ; Akopian, p. 268, 269, Pl. 94, fig. 2.
- 1980 – *Subpulchellia armenica* Hacobjan ; Kotetishvili, p. 84, Pl. X, fig. 8, 9.
- ? 1980 – *Pulchellia compressissima* (d'Orb.), HYATT, 1903, Pl. XVII, fig. 9-12 ; Kotetishvili, p. 78, fig. 1-4 in fig. 8.
- 1997b – *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN), morphotype proche de *Kotetishvilia fischeuri*

(JOLEAUD) et *Kotetishvilia sauvageaui* (HERMITE) ; Vermeulen, Pl. 1, fig. 11, 12.

- 1999a – *Kotetishvilia ewaldi* sp. nov. ; Vermeulen, p. 455-457, Pl. 2, fig. 4, 5.
- ? 1999 – *Kotetishvilia sauvageaui* (HERMITE) ; Avram, Pl. I, fig. 13.
- ? 1999 – *Kotetishvilia* sp. ; Avram, p. 19, Pl. II, fig. 5.
- 2001b – *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962) ; Vermeulen, p. 121-125, Pl. 3, fig. 9-12.

Holotype : spécimen figuré en 1962 par V.T. Akopian et refiguré ultérieurement par le même auteur [Abramian *et al.*, 1974, p. 268, 269, Pl. 94, fig. 2].

Hypotype : le spécimen n° 414012, de notre collection.

Dénomination : du nom du pays où l'holotype a été trouvé.

Strate type : nous désignons comme strate type, le banc n° 141/831, base de la Zone à *Coronites darsi*, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var.

Répartition stratigraphique : *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962) apparaît à la base de la Zone à *Coronites darsi* et disparaît dans la partie inférieure du Barrémien supérieur.

Matériel étudié : les spécimens n° 414300, 414301, 414323 et le spécimen affine n° 414327, du banc n° 141/831, les spécimens n° 414328 et 414993 du banc 142b/831, le spécimen n° 414747 du banc n° 142c/831 et le spécimen n° 414621 du banc n° 144/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var ; le spécimen n° 414619 du banc n° 125/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence ; les spécimens n° 414157, 414161, 414171 et 414757 et le spécimen affine n° 414164, chapelle Saint-Christophe près Brovès, Var ; l'hypotype n° 414012 du banc n° 18/062, coupe n° 062, ravin de Saint-Martin, Bail près Escragnoles, Alpes-Maritimes.

Mensurations

N°	D	H	E	NE	100 E/H
414300	26,6	15,3	7	10	45,7
414301	28,8	16,6	7,5	14	45,2
414323	28,7	16,1	7,2	11	44,7
414747	36,8	22,3	7,7	11	34,5
414157	32,6	18,2	8,4	14	46,1
414161	29,5	17,9	8,5	6L	47,5
414171	41,8	24,8	10,8	/	43,5
	36	20,2	8,2	10	40,6
414757	30,3	17,4	8,2	9	47,1
414012	31,3	17,7	7,3	12	41,2

Diagnose : espèce involute, discoïde, à flancs convexes et à section transversale des tours plus haute que large, dont le sommet est tronqué. Le jeune est lisse, bicaréné

latéro-ventralement, avec un ventre plat, puis concave. L'ornementation se manifeste tout d'abord par de légères ondulations du ventre dont les creux sont en concorde avec de larges et faibles sillons occupant la partie sommitale des flancs. Ces sillons s'approfondissent ensuite légèrement et descendent vers la mi-flanc ; ils franchissent, atténués, le ventre ondulé faiblement. Dans le sens radial, la forme du tiers externe des flancs varie entre la convexité et une légère concavité. Le carénage latéro-ventral disparaît assez rapidement par rapport aux espèces congénériques *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890) et *Kotetishvilia sauvageui* (HERMITE, 1879), et corrélativement les ondulations ventrales s'atténuent et le ventre devient progressivement convexe.

Descriptions : holotype ; P. Ewald nous a aimablement traduit la description de l'holotype faite par V.T. Akopian [Abramian *et al.*, 1974]. « Coquille de taille moyenne avec forte augmentation des tours hauts et plats. Face ventrale rétrécie et plate. Sillon ventral faiblement marqué et accompagné très distinctement de sa crête (carène) sur le dernier tour. Omphalique très étroite. Dimensions : D = 43 mm. H = 16,3 mm. ? E = 12,5 mm. Ornementation représentée par des côtes de petite taille amplement sinueuses. Sur les tours jeunes, l'ornementation est très faible. Le nombre de côtes sur le dernier demi-tour est de 12-13. La face ventrale du tour est faiblement crénelée.

Ligne de suture avec de grands et petits lobes et [*non traduit*] selles. Les [*non traduit*] selles semblent se partager asymétriquement en deux. »

Spécimen n° 414301 ; coquille involute, discoïde, observable sur environ un demi-tour de spire à partir d'une hauteur de tour de 10,5 mm environ. À ce stade et jusqu'à une hauteur de tour de 13,4 mm, sur le tiers externe des flancs, des côtes très larges et mousses aboutissent aux carènes latéro-ventrales aiguës. Le tiers médian et le tiers interne des flancs sont lisses. Le ventre, concave, et les carènes latéro-ventrales, sont très légèrement festonnés.

Entre 13,4 mm et 16,3 mm de hauteur de tour, sur les flancs, les côtes sont plus vigoureuses et descendent jusque vers la mi-flanc ; elles ont une direction légèrement rétroverse et sont concaves vers l'avant. Le ventre, plus fortement ondulé qu'au stade précédent, est toujours concave. Les carènes latéro-ventrales sont toujours aiguës.

Sur la partie terminale du spécimen, au-delà de 16,3 mm de hauteur de tour et jusqu'à l'ouverture, les côtes sont semblables sur les flancs à celles du tour précédent mais s'atténuent sur le ventre dont les ondulations se sont atténuées. La concavité ventrale s'atténue et le ventre devient plat puis très faiblement convexe et les carènes latéro-ventrales tendent à disparaître.

La ligne de suture n'est pas étudiable.

Hypotype n° 414012 ; spécimen très proche par ses caractères du type décrit et figuré par V.T. Akopian.

Le dernier tour de spire, très involute, est observable à partir d'une hauteur de tour de 8,5 mm. La section transversale des tours est élancée, tronquée ventralement chez le jeune et au stade adulte ; elle est convexe ventralement au stade adulte tardif. Jusqu'à 11 mm de hauteur de tour, les flancs sont lisses, les carènes latéro-ventrales sont lisses longitudinalement et le ventre, étroit, est d'abord plat, puis devient très faiblement concave. Dans le sens radial, le tiers externe des flancs est très faiblement convexe et il tend à s'aplatir vers la fin de ce stade. La ligne de suture, peu visible, laisse deviner un lobe latéral large, peu profond et arrondi.

Entre 11 mm et 17 mm de hauteur de tour, de très faibles sillons apparaissent sur le tiers externe des flancs et font onduler très légèrement les carènes latéro-ventrales et le ventre. Les côtes, de direction radiale, réalisées par l'approfondissement des sillons s'expriment ensuite très rapidement ; elles naissent vers la base du tiers externe des flancs, sont moyennement larges, espacées, s'élargissent fortement avant d'atteindre les carènes latéro-ventrales et, entre ces carènes, traversent le ventre étroit et concave. Les sillons intercostaux, larges, diminuent fortement de largeur aux abords des carènes latéro-ventrales ; ils franchissent le ventre très atténués. Le tiers externe des flancs est très faiblement concave au début de ce stade, puis il devient progressivement convexe. Vers la fin de ce stade, les côtes descendent jusque vers la mi-flanc ; elles sont un peu plus vigoureuses, de direction très faiblement rétroverse et traversent le ventre en s'élargissant fortement. Les carènes latéro-ventrales deviennent moins proéminentes et le ventre redevient plat.

Au-delà de 17 mm de hauteur de tour, et jusqu'à l'ouverture, les carènes latéro-ventrales s'effacent rapidement. Les côtes deviennent faiblement concaves vers l'avant et s'élargissent fortement sur le ventre, plat puis progressivement convexe, qu'elles traversent très atténuées, presque effacées. Les sillons intercostaux, encore larges et profonds, sur le tiers externe des flancs, ne franchissent plus le ventre. Aux abords de l'ouverture, les côtes perdent très rapidement leur relief et disparaissent pour laisser place à des côtes filiformes, concaves vers l'avant, qui pourraient être en fait des stries d'accroissement. Le ventre est alors régulièrement convexe.

À tous les stades décrits, l'omphalique est très petit et la paroi péri-omphalique, abrupte, se raccorde au reste des flancs par un coude arrondi.

Variabilité intraspécifique : *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962) montre une variation assez faible du nombre de côtes par demi-tour de spire ; les côtes apparaissent à des hauteurs de tour plus ou moins grandes. Les sillons intercostaux, toujours peu profonds, sont souvent plus étroits et atténués sur le ventre. La largeur du ventre, délimité par les carènes latéro-ventrales, est variable, mais il reste généralement très étroit. La disparition des carènes latéro-ventrales se fait à des hauteurs de tour variables, mais bien plus

précocement que chez les espèces congénériques stratigraphiquement associées. Les spécimens représentant le morphotype gracile ont des côtes plus étroites et surtout plus mousses ou fantômatiques que celles des autres spécimens ; ils ont également un stade juvénile lisse bicaréné qui s'exprime jusqu'à des hauteurs de tour nettement plus grandes que celui des autres spécimens.

Affinités et différences : la reproduction de l'holotype de *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962) faite par Kotetishvili [1980] n'est pas suffisamment représentative du spécimen décrit par Akopian ; en particulier, la costulation n'est pas discernable et les très faibles ondulations de la région ventrale non plus. Cette reproduction peu fiable est probablement due à la médiocrité de la figuration originale, que nous n'avons pas pu obtenir. Malheureusement, nous avons basé la compréhension de cette espèce sur cette figuration et créé *Kotetishvilia ewaldi* (VERMEULEN, 1999) pour un spécimen à région ventrale faiblement ondulée. Nos recherches bibliographiques nous ont permis de découvrir une publication oubliée des auteurs (Abramian *et al.*, 1974) dans laquelle l'holotype est correctement figuré par V.T. Akopian. Cette figuration, et la description afférente permettent de considérer *Kotetishvilia ewaldi* VERMEULEN, 1999 comme synonyme mineur de *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962).

Kotetishvilia armenica (AKOPIAN, 1962) diffère de *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841) par des côtes moins longues sur les flancs, et souvent absentes sur la moitié interne des flancs ; elle en diffère aussi par des crénulations périphériques absentes ou très atténuées, remplacées le plus souvent par des festons, par des carènes latéro-ventrales mieux exprimées, et par une concavité ventrale plus marquée et une taille moyenne plus faible. *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962) est plus récente que *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841) et leurs phases acméiques ne se chevauchent pas.

Kotetishvilia armenica (AKOPIAN, 1962) est assez proche ornementalement de *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890) par son stade jeune lisse et bicaréné latéro-ventralement, par ses côtes larges et élargies dans la région latéro-ventrale et par son ventre faiblement ondulé longitudinalement. Elle en diffère par un stade juvénile lisse exprimé jusqu'à des hauteurs de tour souvent plus grandes, par des sillons intercostaux bien plus atténués sur le ventre, par des carènes latéro-ventrales faiblement festonnées à légèrement ondulées, qui disparaissent beaucoup plus tôt, et par une taille adulte plus faible. *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962) pourrait être confondue avec des individus de petite taille (microconches ?) appartenant à *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890) ; elle peut en être distinguée par ses côtes moins vigoureuses, son ventre nettement moins crénelé, à hauteur de tour égale, et souvent beaucoup plus étroit. Leurs répartitions stratigraphiques sont différentes ; *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962) apparaît plus tard que *Kotetishvilia changarnieri*

(SAYN, 1890), à la base de la Zone à *Coronites darsi*, et ces deux espèces disparaissent dans la partie basale du Barrémien supérieur. Ce léger décalage stratigraphique est un critère supplémentaire de différenciation.

Kotetishvilia armenica (AKOPIAN, 1962) présente de grandes affinités avec *Kotetishvilia sauvageaui* (HERMITE, 1879) :

- par sa taille adulte faible en regard des espèces congénériques *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841) et *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890) ;
- par son stade jeune lisse et bicaréné latéro-ventralement ;
- par ses côtes larges et peu allongées, limitées à la moitié extérieure des flancs ;
- par son ventre concave longitudinalement puis devenant plat.

Elle en diffère par l'ondulation longitudinale peu marquée de la région ventrale, laquelle n'existe pas chez l'espèce de H. Hermite, et par des carènes latéro-ventrales qui disparaissent généralement à des hauteurs de tour plus faibles. Les répartitions stratigraphiques sont différentes ; *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962) apparaît à la base de la Zone à *Coronites darsi* (banc n° 141/831) et disparaît dans la partie basale du Barrémien supérieur, alors que *Kotetishvilia sauvageaui* (HERMITE, 1879) apparaît un peu plus tard, dans la SHMA de *Heinzia caicedi* (banc 142b/831), et disparaît dans la partie supérieure de la Zone à *Heinzia sayni*.

Kotetishvilia armenica (AKOPIAN, 1962) diffère de *Kotetishvilia fischeuri* (JOLEAUD, 1911) par sa costulation qui apparaît plus tardivement et par l'ondulation longitudinale de sa région ventrale ; elle en diffère également par ses carènes latéro-ventrales juvéniles non ondulés latéralement.

Origine et devenir : *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962) est issue de *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841). Les traits majeurs de cette évolution sont :

- l'atténuation de la vigueur des côtes ;
- l'apparition de carènes latéro-ventrales subcontinues à continues bien exprimées aux stades costulés juvénile et adulte ;
- la diminution des ondulations longitudinales du ventre.

Kotetishvilia armenica (AKOPIAN, 1962) est de toute évidence l'espèce mère de *Kotetishvilia sauvageaui* (HERMITE, 1879) ; cette évolution rapide est marquée par l'acquisition de carènes latéro-ventrales, non ondulées longitudinalement, ainsi que par un effacement généralisé des côtes dans la région latéro-ventrale. Les spécimens n° 414300 et 414328 caractérisent une expression extrême de *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962), très proche de l'individualisation de l'espèce fille *Kotetishvilia sauvageaui* (HERMITE, 1879). *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962) est peut-être aussi l'espèce mère de *Kotetishvilia fischeuri* (JOLEAUD, 1911).

Aire de distribution : *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962) est présente en Arménie et en France, très probablement en Bulgarie et en Hongrie.

KOTETISHVILIA fischeuri (JOLEAUD, 1911)

Synonymie

- 1911 – *Pulchellia fischeuri* nov. sp. ; Joleaud, p. 126, 127, Pl. I bis, fig. 32, 33.
 ? 1967 – *Pulchellia changarnieri* Sayn ; Dimitrova, Pl. LXXX, fig. 5.
 ? 1968 – *Subpulchellia parva* R. Aliev sp. nov. ; Aliev, p. 139, 140, fig. 1.
 2001b – *Kotetishvilia fischeuri* (JOLEAUD, 1911) ; Vermeulen, p. 125-127.

Holotype : le spécimen figuré par Joleaud [1911, Pl. I bis, fig. 32, 33], collection L. Joleaud, conservé à la Faculté des Sciences de Lyon.

Dénomination : espèce dédiée à M. Ficheur.

Localité type : Djebel Ouach près Constantine, Algérie.

Strate type : non précisée.

Répartition stratigraphique : cette espèce se situe très certainement, de par ses caractéristiques ornementales, dans la partie inférieure de la Zone à *Heinzia sayni*. Des spécimens en cours de dégagement et appartenant probablement à l'espèce, ont été récoltés récemment, associés à *Heinzia sayni*, près de Chabrières, Alpes de Haute-Provence, par J. P. Duyé et nous mêmes. D. Bert a récolté des spécimens de cette espèce dans le Barrémien condensé de l'arc de Nice.

Matériel étudié : l'holotype de la collection L. Joleaud et un spécimen topotypique de la collection R. Busnardo.

Mensurations

N°	D	H	E	NE	100 E/H
Type	15,5	9,4	5,6	9	59,6
R. B.	15,2	9	5,1	8	56,7

Diagnose : espèce à coquilles très involutes à contour parfois polygonal, à ventre arrondi au stade juvénile acostulé, puis plat à légèrement concave et bicaréné au stade costulé. Les flancs sont fortement convexes, tout au moins chez les individus jeunes, et le maximum d'épaisseur est situé vers le sommet du tiers interne des flancs. La base des flancs forme une dépression en entonnoir autour de l'ombilic très petit. Des nodosités mousses peuvent exister sur la limite supérieure de la dépression en entonnoir. Les côtes, de largeurs irrégulières ont une direction radiale à légèrement

rétroverse ; elles s'élargissent progressivement jusqu'aux carènes latéro-ventrales où elles s'interrompent brusquement. Ces carènes sont légèrement ondulées transversalement, le maximum de largeur du ventre se réalisant au niveau des côtes.

La ligne de suture n'a pas été étudiée.

Description : holotype ; coquille discoïde, involute, à pourtour polygonal, à section transversale des tours plus haute que large. Le début du dernier tour de spire montre des flancs lisses et une région ventrale arrondie. Le maximum d'épaisseur est situé vers le sommet du quart interne des flancs. La convexité du ventre diminue ensuite assez rapidement, en même temps que s'ébauchent les carènes latéro-ventrales.

Vers une hauteur de tour de 5 mm environ, des côtes larges et assez espacées, de direction sub-radiale à rétroverse, se réalisent ; elles sont issues pour la plupart, par deux ou trois, de nodosités latérales, mousses, espacées, bordant la partie interne des flancs en entonnoir, vers le sommet du tiers interne des flancs. Vers l'ouverture, ces nodosités latérales semblent s'estomper, sans que la largeur de la section transversale en soit affectée. Les carènes latéro-ventrales aiguës limitent une région médio-externe des flancs concave ; elles sont légèrement ondulées transversalement et le maximum de largeur du ventre se réalise au niveau des côtes. Le ventre étroit, d'abord plat, tend à devenir légèrement concave vers l'ouverture.

La ligne de suture n'a pas été étudiée.

Variabilité intraspécifique : les deux spécimens conspécifiques étudiés montrent que le contour polygonal est plus ou moins marqué et que les nodosités latérales mousses, présentes chez l'holotype, ne sont pas toujours exprimées.

Affinités et différences : *Kotetishvilia fischeuri* (JOLEAUD, 1911) est proche de *Kotetishvilia sauvageaui* (HERMITE, 1879) par sa costulation et son ventre bicaréné ; elle en diffère par son pourtour polygonal, par sa partie inférieure des flancs en entonnoir, par ses nodosités latérales mousses, par sa partie médio-externe des flancs concave, par une épaisseur de la section transversale des tours plus forte, par ses carènes latéro-ventrales légèrement ondulées transversalement et par l'apparition très précoce des côtes.

Kotetishvilia fischeuri (JOLEAUD, 1911) diffère de *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962) par son pourtour polygonal, par sa partie inférieure des flancs en entonnoir, par ses nodosités latérales mousses, par sa partie médio-externe des flancs concave, par une épaisseur de la section transversale des tours plus forte, par ses carènes lisses longitudinalement et ondulées transversalement, et par sa costulation beaucoup plus précoce.

Parmi les espèces à carènes latéro-ventrales continues, *Kotetishvilia fischeuri* (JOLEAUD, 1911) est la seule chez qui la costulation s'exprime si tôt.

Origine et devenir : l'origine de *Kotetishvilia fischeuri* (JOLEAUD, 1911) doit être recherchée vers *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962) ou vers *Kotetishvilia sauvageaui* (HERMITE, 1879) ; son devenir n'est pas connu.

Aire de distribution : cette espèce n'est connue actuellement qu'en Algérie et dans le Sud-Est de la France.

KOTETISHVILIA sauvageaui (HERMITE, 1879)

Pl. 27, fig. 1-11 ; Pl. 28, fig. 2,3

Synonymie

- 1879 – *Ammonites sauvageaui*, Hermite ; Hermite, p. 315, 316, Pl. IV, fig. 4,5.
- ? 1879 – *Ammonites dutrugei* H. Coquand, 1879 ; Coquand, p. 17.
- ? 1886 – *Ammonites dutrugei* ; Heinz, Pl. I, fig. 5.
- 1887 – *Ammonites sauvageaui* Hermite ; Mallada, p. 11, Pl. 13, fig. 7, 8.
- ? 1890 – *Pulchellia sauvageaui* Hermite sp. ; Sayn, p. 23-25, Pl. I, fig. 11, 12.
- ? 1895 – *Pulchellia Sauvageaui* Hermite sp. ; Lory et Sayn, p. 18, 19, Pl. I, fig. 1.
- ? 1912 – *Pulchellia sauvageaui* Herm. var. *dutrugei* Coq. ; Joleaud, p. 125-126, Pl. I bis, fig. 34-36.
- ? 1965 – *Pulchellia compressissima* (d'Orb.) ; Breskovski, Pl. 1, fig. 10.
- 1969 – *Subpulchellia* cfr. *castellanensis* Hyatt ; Nagy, p. 209, Pl. I, fig. 4.
- ? 1969 – *Subpulchellia* sp. ; Nagy, p. 209, Pl. I, fig. 5.
- ? 1974 – *Pulchellia sauvageaui* (Hermite) ; Akopian in Abramian et al., p. 267, Pl. 94, fig. 3.
- ? 1976 – *Pulchellia sauvageaui* (Hermite) ; Avram, p. 50, 51, Pl. V, fig. 8.
- ? 1976 – *Pulchellia* ? sp. ; Avram, p. 51, Pl. V, fig. 12, 13.
- ? 1980 – *Subpulchellia sauvageaui* Hermite ; Kotetishvili, p. 83, Pl. VIII, fig. 2, 3, 5-7, 9, 10-13.
- 1980 – *Subpulchellia plana* Kotetishvili sp. nov. ; Kotetishvili, p. 77-80, Pl. IX, fig. 1, 4, 8.
- ? 1980 – *Subpulchellia brevicostata* Kotetishvili sp. nov. ; Kotetishvili, Pl. X, fig. 1.
- ? 1989 – *Subpulchellia plana* KOTET. ; Kotetishvili, p. 546, fig. 2, A, B.
- non 1992 – *Subpulchellia sauvageaui* (Hermite, 1879) ; Delanoy, p. 40, 41, Pl. 6, fig. 9, 10.
- 1997b – *Kotetishvilia brevicostata* (KOTETISHVILI) ; Vermeulen, Pl. 2, fig. 1, 2

- 1997b – *Kotetishvilia sauvageaui* (HERMITE) 1879 ; Vermeulen, p. 118, Pl. 2, fig. 5-7.
- non 1997 – *Psilotissotia sauvageaui* (Hermite, 1879) ; Delanoy, Pl. 29, fig. 4.
- 1999a – *Kotetishvilia sauvageaui* (HERMITE, 1879) ; Vermeulen, Pl. 2, fig. 8, 9.
- ? 1999 – *Kotetishvilia sauvageaui* (HERMITE) ; Avram, Pl. I, fig. 10, 11, 13, 19.
- 1999 – *Kotetishvilia sauvageaui* (HERMITE) ; Avram, p. 18, 19, Pl. I, fig. 12, 14, 20.
- 2001b – *Kotetishvilia sauvageaui* (HERMITE, 1879) ; Vermeulen, p. 127-131, Pl. 5, fig. 1-7.

Holotype : l'holotype [Hermite, p. 315, 316, Pl. IV, fig. 4,5] a été déposé par H. Nolan dans les collections du laboratoire de Géologie de Grenoble [Lory et Sayn, 1895, p. 19] ; les recherches effectuées par M. Argot et moi-même n'ont pas permis de retrouver ce spécimen. Un moulage existait à l'Institut de Paléontologie du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. Ce moulage a mystérieusement disparu avant que nous puissions l'examiner.

Néotype : nous désignons comme néotype le spécimen n° 414168 de notre collection, récolté dans le banc n° 150b/831, coupe n° 831, Le Clos de Barral près La Bastide, Var.

Nouvelle localité type : coupe n° 831, Le Clos de Barral près La Bastide, Var.

Strate type : nous désignons le banc n° 150b/831 de la coupe n° 831, Le Clos de Barral près La Bastide, Var, comme strate type.

Répartition stratigraphique : les premiers spécimens typiques de l'espèce ont été récoltés [Vermeulen, 1998] dans la SHMA de *Pulchellia caicedi*. Des spécimens typiques ont également été récoltés dans la moitié inférieure de la Zone à *Heinzia sayni* HYATT, 1903 [Vermeulen 1996a]. Le spécimen n° 414021 a été récolté dans le banc n° 158b/831 de la coupe du Clos de Barral, quelques bancs en dessous de la SHMA de *Camereiceras limentinus*.

Matériel étudié : les spécimens n° 414036, 414603, 414606 et 414623 du banc n° 142b/831, les spécimens n° 414330 et 414683 du banc n° 145/831, le spécimen n° 414025 du banc n° 149/831, le néotype n° 414168 du banc n° 150/831, le spécimen n° 414624 du banc n° 151/831, le spécimen n° 414630 du banc n° 154/831 et le spécimen n° 414021 du banc n° 158b/041, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var ; le spécimen n° 414748 du banc à *Ancyloceras vandenheckii* (ASTIER, 1851), ruisseau des Condamines près Comps-sur-Artuby, Var ; le spécimen n° 414274 du banc n° 140/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles ; le moulage n° M22 du type de *Kotetishvilia plana* (leg. E. Kotetishvili) ; les spécimens affines n° 414190 du banc n° 151/831 du Clos de Barral, et n° 414154 du banc

n° 12/FONC, coupe de la Sierra de Foncalent près Alicante, Espagne ; le spécimen n° C 1524, de Potinville, J. Bou Kournine, Tunisie.

Mensurations

N°	D	H	E	NE	100 E/H
Type (fig.)	30	17,3	7	/	40,5
(Néotype 414168)	26,9	15,3	6,3	9	41,2
414021	39,3	23	10,2	15	44,3
414025	18	10,3	5,4	L	52,4
414036	28,5	16,4	6,3	5L	38,4
414330	23	13,8	5,4	7L	39,1
414603	29,8	17,5	7,1	10	40,6
414748	26,3	15,2	6,5	9L	42,8
414154	39	21,5	9,5	14	44,2

Diagnose : espèce à coquille involute, à section transversale des tours de spire plus haute que large, tronquée à son sommet. Les flancs sont légèrement convexes. Les tours juvéniles acostulés ont un ventre arrondi qui acquiert très rapidement deux carènes latéro-ventrales en s'aplatissant. La costulation s'exprime, sur les tiers interne et médian des flancs, en côtes internes mousses, fines, parfois fasciculées, qui naissent à la base des flancs et, sur le tiers externe des flancs, en côtes externes, larges, peu élevées, parfois concaves vers l'avant ; ces côtes externes s'estompent et disparaissent juste avant d'atteindre les carènes latéro-ventrales qui sont lisses longitudinalement et latéralement. Le ventre, bordé par les carènes, est lisse, plat, ou plus souvent concave. L'ombilic est très petit et la paroi péri-ombilicale abrupte se raccorde au reste des flancs par un coude arrondi. La ligne de suture est peu étudiable sur nos spécimens calcaires ; on devine seulement sur le flanc gauche du spécimen n° 414748 un lobe latéral assez étroit encadré par deux selles latérales massives. La ligne de suture juvénile du spécimen n° 414603 est très proche de celles figurées par Nicklès [1890, p. 10, fig. 5, 6], avec cependant une deuxième selle latérale plus élancée.

Descriptions : néotype n° 414168 ; spécimen involute, à contour sub-polygonal, observable sur environ les deux-tiers du dernier tour à partir d'une hauteur de tour d'environ 10,4 mm. À ce stade et jusqu'à 11,7 mm de hauteur de tour, la coquille est lisse et le ventre, faiblement concave, est limité par deux carènes latéro-ventrales lisses longitudinalement.

Au-delà de 11,7 mm de hauteur de tour et jusque vers 13,2 mm de hauteur de tour, le tiers externe des flancs est orné de côtes très larges, radiales, peu élevées et mousses qui s'estompent puis s'arrêtent juste avant d'atteindre les carènes latéro-ventrales. Les sillons intercostaux sont plus étroits que les côtes externes. Sur

les deux-tiers les plus internes des flancs des côtes très fines, droites et de direction proverse, sont à peine discernables ; elles devaient être mieux marquées sur la partie externe de la coquille, laquelle n'est pas conservée sur notre spécimen.

Au-delà de 13,2 mm de hauteur de tour et jusqu'à l'ouverture, les côtes externes larges descendent progressivement vers la mi-flanc ; elles sont légèrement concaves vers l'avant, mieux délimitées et plus vigoureuses qu'au stade précédent. Elles s'estompent aux abords des carènes latéro-ventrales et s'arrêtent au contact des ces carènes. Les côtes internes sont bien moins larges que les côtes externes, droites, légèrement proverses, très peu vigoureuses et mousses.

Le ventre, étroit et concave, est limité par les carènes latéro-ventrales lisses longitudinalement, si on ne tient pas compte du profil sub-polygonal du spécimen.

L'ombilic, probablement presque fermé, est mal visible et la ligne de suture n'est pas étudiable.

Spécimen n° 414603 ; spécimen à coquille fortement involute, de section élancée, tronquée sur le ventre, observable sur tout le dernier tour, à partir de 7 mm de hauteur de tour. Jusqu'à 10 mm de hauteur de tour, les flancs sont lisses. Les carènes latéro-ventrales sont aiguës et elles délimitent latéralement un ventre concave et lisse.

À partir de 10 mm de hauteur de tour, et jusqu'à l'ouverture, la costulation est exprimée. Les côtes internes étroites, légèrement flexueuses, parfois fasciculées et de direction légèrement proverse, naissent à la base des flancs où elles créent de faibles ondulations ; leur distribution est irrégulière. Au-delà de 15 mm de hauteur de tour elles disparaissent. Les côtes externes, bien visibles sur le flanc droit au début de leur apparition, se manifestent tout d'abord, de la mi-flanc jusqu'aux carènes, par de légers reliefs mousses de direction radiale qui prolongent les côtes internes et sur lesquels se surimposent des faisceaux très discrets de côtes filiformes. Ces faisceaux disparaissent rapidement pour laisser place, sur le tiers externe des flancs, à des côtes externes peu élevées, mousses, très larges, de direction radiale, qui s'estompent et disparaissent avant d'atteindre les carènes latéro-ventrales. Vers l'ouverture, ces côtes externes deviennent un peu plus étroites, tout en restant larges, et acquièrent une très légère concavité vers l'avant. Les carènes latéro-ventrales, aiguës et lisses, délimitent un ventre lisse dont la concavité est plus accentuée qu'au stade précédent. Le bord de l'ouverture, régulièrement flexueux sur le flanc droit, correspond très probablement au péristome.

L'ombilic est très petit, presque fermé, et la paroi péri-ombilicale abrupte se raccorde au reste des flancs par un coude arrondi.

La ligne de suture, difficilement observable dans sa totalité, possède une première selle latérale plus large et plus indentée que le lobe latéral. La deuxième selle latérale est à peu près aussi large que le lobe latéral.

Quatre lobes auxiliaires peu découpés sont également discernables sur le tiers interne des flancs.

Spécimen n° C 1524 ; spécimen calcaire, aplati post-mortem et assez-bien conservé sur le dernier demi-tour de spire. La partie correspondant à l'avant-dernier demi-tour de spire est à l'état d'empreinte non étudiable dans le détail.

Coquille très involute, à section transversale probablement très élancée. Sur la partie conservée du spécimen, cinq côtes principales naissent sur le quart inférieur des flancs ; elles sont mousses, filiformes, et prennent une direction faiblement proverse jusque vers le milieu des flancs, où elles s'infléchissent faiblement. Elles prennent ensuite une direction faiblement rétroverse dans la partie la plus jeune, puis radiale dans la partie la plus âgée. Une, ou deux côtes intercalaires plus courtes peuvent s'exprimer entre les côtes principales mais il n'y en a parfois aucune. Sur la moitié externe des flancs, toutes les côtes, au nombre de 12, ont un port similaire ; elles sont larges, mousses, plates, droites et séparées par des sillons intercostaux à peu près aussi larges qu'elles. Leur vigueur augmente faiblement jusqu'à la région latéro-ventrale où elles s'estompent puis disparaissent en atteignant la carène latéro-ventrale qui est, autant qu'on puisse en juger, aiguë et lisse longitudinalement. L'état du spécimen ne permet pas de dire si le ventre bicaréné est plat ou faiblement concave.

La ligne de suture n'est pas visible.

Variabilité intraspécifique : elle s'exprime en particulier par, l'absence ou la présence des côtes internes, la variation du nombre de côtes externes par demi-tour de spire, l'apparition plus ou moins précoce de ces côtes externes, vers une hauteur de tour comprise entre 9,5 et 12,5 mm et par leur concavité vers l'avant plus ou moins forte.

La largeur du ventre est variable mais il reste étroit sur la plupart des spécimens et sa concavité est plus ou moins accusée. Les morphotypes robustes possèdent des côtes internes larges, plus ou moins vigoureuses qui bifurquent ou non en côtes externes vers la mi-flanc.

Quelques spécimens, possédant un ventre plus large et moins concave que les autres, ont une ligne siphonale légèrement proéminente.

Affinités et différences : dans la coupe du Clos de Barral, les premiers représentants de *Kotetishvilia sauvageai* (HERMITE, 1879), apparaissent dans la Zone à *Coronites darsi* ; ils correspondent à un morphotype primitif décrit sous le nom de *Subpulchellia plana* par Kotetishvili [1980], avec des côtes externes peu incurvées. Au cours du temps, ces côtes externes s'incurvent plus fortement, et réalisent un morphotype tardif à côtes concaves vers l'avant, ainsi que le montrent en particulier l'holotype et le néotype. Ces deux morphotypes temporels, réalisés par une évolution morphologique progressive, ne sont séparés par aucune raréfaction momentanée de leurs représentants et,

d'autre part, les spécimens intermédiaires entre ces deux morphotypes temporels ne sont point rares. En l'état actuel des connaissances, aucun argument basé sur une coupure évolutive nette ou une variation fréquentielle importante ne permet de considérer ces deux morphotypes comme deux espèces distinctes ; nous considérons donc que *Kotetishvilia plana* (KOTETISHVILI, 1980) est un synonyme mineur de *Kotetishvilia sauvageai* (HERMITE, 1879).

Kotetishvilia sauvageai (HERMITE, 1879) diffère de *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962) par ses carènes latéro-ventrales non ondulées et par un effacement plus rapide et total des côtes, qui se réalise avant d'atteindre ou en atteignant ces carènes. *Kotetishvilia sauvageai* (HERMITE, 1879) et *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962) ont des répartitions stratigraphiques différentes.

Kotetishvilia sauvageai (HERMITE, 1879) est proche de *Kotetishvilia brevicostata* (KOTETISHVILI, 1980) par ses côtes exprimées essentiellement sur le tiers externe des flancs et par son ventre concave bordé par deux carènes latéro-ventrales non ondulées. Elle en diffère essentiellement par des côtes externes plus larges et plus rapprochées. L'équivalent des morphotypes robustes de *Kotetishvilia brevicostata* (KOTETISHVILI, 1980), aux côtes internes larges et plates, bifurquant parfois en côtes externes, sont actuellement inconnus chez *Kotetishvilia sauvageai* (HERMITE, 1879). Nous aurions pu mettre en synonymie ces deux espèces si elles ne présentaient pas une différence significative de répartition stratigraphique : *Kotetishvilia sauvageai* (HERMITE, 1879) apparaît dans la SHMA de *Heinzia caicedi*, dans la Zone à *Coronites darsi*, et disparaît dans la partie supérieure de la Zone à *Heinzia sayni*, sous la SHMA de *Camereiceras limentinus*, alors que *Kotetishvilia brevicostata* (KOTETISHVILI, 1980) apparaît dans la Zone à *Heinzia sayni* et est encore présente dans la partie inférieure de la Zone à *Gerhardtia sartousiana*.

Origine et devenir : *Kotetishvilia sauvageai* (HERMITE, 1879) est issue de *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962). Cette filiation est marquée par la perte de l'ondulation longitudinale des carènes péri-ventrales et par un effacement plus rapide et total des côtes, dans la région latéro-ventrale.

À partir de *Kotetishvilia sauvageai* (HERMITE, 1879) naît *Kotetishvilia brevicostata* (KOTETISHVILI, 1980) qui acquiert une costulation plus vigoureuse, à côtes « pincées » et distantes, généralement concaves vers l'avant. La taille moyenne de *Kotetishvilia sauvageai* (HERMITE, 1879) semble plus faible que celle de son espèce fille.

Aire de distribution : *Kotetishvilia sauvageai* (HERMITE, 1879) a été récoltée en Géorgie, en Roumanie, en Espagne et en France ; un spécimen de Tunisie a été étudié par L. Memmi et nous-même. Les spécimens pyriteux non costulés, algériens et espagnols, cités par les auteurs sous le nom de *Kotetishvilia sauvageai* (HERMITE, 1879) peuvent appartenir à

d'autres espèces congénériques car leur ornementation caractéristique n'est pas encore réalisée et ils ne sont donc pas totalement fiables pour un classement dans l'espèce de *H. Hermite* ; il est toutefois hautement probable que cette espèce existe en Algérie.

KOTETISHVILIA brevicostata (KOTETISHVILI, 1980)

Pl. 28, fig.4, 8-10

Synonymie

- 1972 – *Psilotissotia* sp. ind. ; Vasiček, Pl. XIV, fig. 5.
- 1980 – *Subpulchellia plana* Kotetishvili, sp. nov. ; Kotetishvili, Pl. IX, fig. 10.
- 1980 – *Psilotissotia* sp. ind. Vasiček (1972, Pl. XIV, fig. 5) ; Kotetishvili, p. 78, fig. 9 in fig. 8.
- 1980 – *Subpulchellia brevicostata* Kotetishvili, sp. nov. ; Kotetishvili, Pl. X, fig. 3, 4, 5.
- ? 1980 – *Subpulchellia brevicostata* Kotetishvili, sp. nov. ; Kotetishvili, Pl. X, fig. 1, 2, 6.
- ? 1989 – *Subpulchellia plana* KOTET. ; Kotetishvili, p. 546, fig. 2, A, B.
- 1989 – *S. brevicostata* KOTET. ; Kotetishvili, p. 546, fig. 2, C, D, E, F.
- 1992 – *Subpulchellia sauvageai* (Hermite, 1879) ; Delanoy, p. 40, 41, Pl. 6, fig. 9, 10.
- 1997 – *Psilotissotia sauvageai* (Hermite, 1879) ; Delanoy, Pl. 29, fig. 4.
- non 1997b – *Kotetishvilia brevicostata* (KOTETISHVILI) ; Vermeulen, p. 118, 119, Pl. 2, fig. 1, 2.
- 1999 – *Kotetishvilia brevicostata* (KOTETISHVILI) ; Avram, p. 19, Pl. I, fig. 15, 16, 18.
- ? 1999 – *Kotetishvilia brevicostata* (KOTETISHVILI) ; Avram, p. 19, Pl. I, fig. 17.
- ? 1999 – *Kotetishvilia sauvageai* (HERMITE) ; Avram, Pl. I, fig. 19.
- 2001b – *Kotetishvilia brevicostata* (KOTETISHVILI) ; Vermeulen, p. 131-134.

Holotype : l'holotype est le spécimen n° 176/95, décrit et figuré par E. Kotetishvili en 1980, p. 80-83, Pl. X, fig. 3a, b.

Localité type : Zone à *Heinzia matura* et *Kotetishvilia plana*, Village Rondishi, Géorgie.

Strate type : non précisée dans la description originale. Nous désignons comme strate type le banc n° 161a/041 de la coupe n° 041, base de la Zone à *Gerhardtia sartousiana*, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence.

Géologie Alpine, 2002, Mémoire H. S. n°42

Répartition stratigraphique : *Kotetishvilia brevicostata* (KOTETISHVILI) apparaît dans la Zone à *Heinzia sayni* et, en fonction des données que nous possédons, s'éteint dans la partie inférieure de la Zone à *Gerhardtia sartousiana*.

Matériel étudié : les moulages de l'holotype n° 176/95 de Rondishi, Géorgie ; les spécimens n° 414580, 414581, 414582, 414601 et 414602 du banc n° 69/FONC, coupe de la Sierra de Foncalent près Alicante, Espagne ; le spécimen n° 414626 du banc n° 161a/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence ; le spécimen n° 414593 (leg J. Davoux) de Terreforte près Tourrette-Levens, Alpes-Maritimes, et le spécimen affine n° 414591 (leg J. Davoux, ex n° JO 17) de Clarissia près St Laurent de l'Escarène, Alpes-Maritimes.

Mensurations

N°	D	H	E	NE	100E/H
Spécimen géorgiens [Kotetishvili, 1980]					
176/95	32,2	18	7,6	/	42,2
175/95	44,7	25	9,7	/	38,8
98/78	45,8	28	/	/	/
Spécimens de notre collection					
414581	30,4	17,5	5	12	28,6
414582	32,6	18,5	/	13	/
414602	29	16,8	5	12	29,8
414593	39,3	22,7	10,5	10	46,2
414591	40,2	23,6	10,4	12	44,1

Remarque : les spécimens de la Sierra de Foncalent ont été aplatis *post-mortem*.

Diagnose : E. V. Kotetishvili, 1980, modifiée ; espèce à coquille involute, à section transversale des tours de spire plus haute que large, tronquée à son sommet. Les flancs sont convexes. Les tours juvéniles acostulés ont un ventre arrondi qui acquiert très rapidement deux carènes latéro-ventrales en s'aplatissant. Aux stades costulés, les côtes internes, de direction légèrement proverse, naissent à la base des flancs ; elles peuvent être absentes, ou fines et plus ou moins fasciculées et peuvent être également larges ; elles deviennent assez vigoureuses sur les spécimens du morphotype robuste. Les côtes externes s'expriment essentiellement sur le tiers externe des flancs ; elles sont tout d'abord droites et de direction radiale, parfois légèrement rétroverses, espacées, plus ou moins larges, et le plus souvent « pincées », de sorte que leur ligne sommitale est nettement en relief. Elles acquièrent, lors de la croissance, une concavité vers l'avant, plus ou moins accusée, puis s'estompent et disparaissent avant ou juste avant d'atteindre les carènes latéro-ventrales. Aux stades adultes, aux abords des carènes latéro-ventrales, elles prennent parfois une direction fortement proverse. Le ventre, bordé par les carènes, est lisse, et le plus

souvent concave. L'ombilic est très petit et la paroi péri-ombilicale abrupte se raccorde au reste des flancs par un coude arrondi. La ligne de suture, peu étudiable sur nos spécimens calcaires paraît semblable à celle de l'espèce mère, *Kotetishvilia sauvageaui* (HERMITE, 1879).

Description : holotype n° 176/95 (traduction de S. Lapitski, Université de Moscou). Coquille ellipsoïdale. L'enroulement est scaphitoïde. La coquille est involute, les tours de spire plus jeunes sont complètement recouverts. Les côtes sont faiblement bombées. Leur épaisseur maximale est située vers le milieu. La section est ovale et se rétrécit vers le ventre où elle est tronquée. La dernière côte est large, plate et très concave. Les carènes continues ont peu de relief et présentent, au bord ventral, un passage anguleux à angle droit sur les côtes.

L'ombilic très étroit est peu profond. De l'ombilic sont issues des côtes radiales fines et nombreuses qui s'affaiblissent au milieu des flancs. La moitié externe des flancs montre des côtes courtes et courbées qui sont non liées avec les précédentes. Ces côtes externes ont leur concavité orientée vers l'avant. Leur partie médiane est plus large. Elles se réunissent vers le haut et le bas et aussi s'effacent avant d'arriver sur le bord ventral. Il y a 24 à 26 côtes par tour. Les dépressions intercostales sont plus larges que les côtes.

La ligne de suture n'est pas visible.

Spécimen n° 414593 ; spécimen très involute, à section transversale de l'ouverture plus haute que large, sub-ellipsoïdale, tronquée à son extrémité par une section transversale du ventre concave. L'état de conservation du spécimen ne permet une bonne observation que sur un peu moins des trois-quarts environ du dernier tour, à partir de 15 mm environ de hauteur de tour.

Jusqu'à 16,3 mm de hauteur de tour, les côtes naissent sur le tiers médian des flancs et leur naissance se déplace au cours de la croissance vers la base du tiers externe des flancs, lequel est légèrement concave. Ces côtes externes sont peu larges, droites, espacées, et de direction légèrement rétroverse ; en approchant de la région latéro-ventrale, elles s'élargissent en s'atténuant, puis disparaissent avant d'atteindre les carènes latéro-ventrales. Ces dernières sont lisses et aiguës et délimitent un ventre lisse et nettement concave.

Au-delà de 16,3 mm de hauteur de tour, les côtes externes, très espacées, deviennent plus larges et très faiblement concaves vers l'avant ; très rapidement, elle prennent ensuite la forme de nodosités faiblement allongées dans le sens radial, puis, tout aussi rapidement, s'estompent en allant vers l'ouverture. Les carènes latéro-ventrales sont toujours lisses et aiguës, et le ventre, lisse, est fortement concave.

L'ombilic est très petit.

La ligne de suture possède un lobe latéral très large et peu profond, peu indenté sur ses bords, à terminaison bifide. La deuxième selle latérale est faiblement indentée et est spatuliforme, comme, semble-t-il les selles auxiliaires.

Variabilité intraspécifique : les côtes internes sont souvent absentes ou représentées par des côtes fines et plus ou moins fasciculées ; elles peuvent être également larges et deviennent assez vigoureuses sur les spécimens du morphotype robuste. Les côtes externes sont plus ou moins larges, parfois étroites et le plus souvent « pincées » ; au stade adulte, elles peuvent redevenir parfois semblables à celles de l'espèce mère. Près des carènes latéro-ventrales, leur direction proverse est plus ou moins accentuée. Les spécimens à côtes internes larges et parfois assez vigoureuses, qui appartiennent au morphotype robuste, ont une section transversale des tours plus large que celle des autres spécimens. Le spécimen affine n° 414591 possède, vers la fin du stade juvénile costulé et au début du stade adulte, des carènes latéro-ventrales légèrement ondulées longitudinalement ; ce caractère atavique est très rare chez *Kotetishvilia brevicostata* (KOTETISHVILI, 1980).

Affinités et différences : *Kotetishvilia brevicostata* (KOTETISHVILI, 1980) est proche de *Kotetishvilia sauvageaui* (HERMITE, 1879) par la forte involution des coquilles, par son ventre lisse et concave délimité par les carènes latéro-ventrales lisses et par ses côtes externes exprimées essentiellement sur le tiers externe des flancs ; elle en diffère par des côtes externes plus espacées, pincées et plus concaves vers l'avant, dont les terminaisons externes sont nettement proverses ; elle s'en distingue aussi par des côtes internes plus souvent absentes ou alors larges et parfois vigoureuses, parfois primaires et bifurquées en côtes externes.

Origine et devenir : *Kotetishvilia brevicostata* (KOTETISHVILI, 1980) est issue de *Kotetishvilia sauvageaui* (HERMITE, 1879). En l'état des connaissances, elle est une fin de lignée.

KOTETISHVILIA dutrugei (COQUAND, 1880)

Holotype : le spécimen décrit par H. Coquand, 1879, p. 17.

La description originale de H. Coquand est faite sur un spécimen pyriteux de 20 mm de diamètre. Cette description peut s'appliquer aux individus juvéniles acostulés de *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962), de *Kotetishvilia sauvageaui* (HERMITE) ou de *Kotetishvilia brevicostata* (KOTETISHVILI). Toutes ces espèces ont un stade juvénile lisse et bicaréné atteignant assez souvent le diamètre indiqué par H. Coquand. Ces espèces occupent en outre un intervalle stratigraphique, de la base de la Zone à *Coronites darsi* à la base de la Zone à *Gerhardtia sartousiana*, couvrant en grande partie l'intervalle stratigraphique correspondant aux niveaux à fossiles pyriteux du Barrémien supérieur du Djebel Ouach, localité type indiquée par H. Coquand pour *Kotetishvilia dutrugei* (COQUAND, 1880).

Nous considérons donc cette espèce, dont le type n'a jamais été désigné ni figuré, comme *nomen nudum*.

2.5. L'évolution des *KOTETISHVILIA*

L'évolution des espèces du genre *Kotetishvilia* VERMEULEN, 1997 se réalise à partir d'un processus simple, mettant essentiellement en jeu la largeur relative des côtes au sommet des flancs et sur le ventre, ainsi que celle des sillons intercostaux.

Réalisation de l'espèce souche : à partir du genre *Arnaudiella* VERMEULEN, 1997 une évolution, tendant vers l'acquisition de carènes latéro-ventrales juvénile, aboutit à la réalisation de l'espèce *Kotetishvilia primitiva* sp. nov.

La lignée *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903) – *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890) : au cours de l'évolution, à partir de *Kotetishvilia primitiva* sp. nov., les carènes latéro-ventrales vont se prolonger sur les côtes et induire l'apparition de spécimens qui possèdent un profil crénelé caractéristique, où les sillons intercostaux sont larges et profonds et qui caractérisent l'espèce *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903). À partir de cette dernière, au cours de l'évolution, les côtes externes s'élargissent sur la région latéro-ventrale et sur le ventre, au détriment de la largeur des sillons intercostaux. *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841) matérialise une étape intermédiaire entre *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903) et *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890) ; cette dernière acquiert des côtes très larges dans la région latéro-ventrale, séparées seulement par des sillons intercostaux qui, sur le ventre, sont relativement beaucoup plus étroits que les côtes. La taille moyenne adulte des espèces augmente au cours de l'évolution. Les individus primitifs de *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903), caractérisant la base de la Zone à *Nicklesia pulchella*, sont de petite taille ; ils dépassent rarement 25 mm de diamètre. À la base de la Zone à *Nicklesia pulchella*, où sa phase acméique prend fin, cette espèce dépasse fréquemment 30 mm de diamètre. Chez *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841) les individus atteignant 40 mm de diamètre sont communs.

La taille maximum observée est celle de *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890) ; les individus atteignant 45 mm de diamètre sont fréquents et les plus grands individus récoltés ont près de 100 mm de diamètre. *Kotetishvilia leroyi* VERMEULEN, 2001 apparaît à la base de la Zone à *Nicklesia pulchella* ; elle est peut-être issue de *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903).

La lignée *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962) – *Kotetishvilia brevicostata* (KOTETISHVILI, 1980) : cette lignée a été mise en évidence récemment [Vermeulen, 1999, p. 457] avec la découverte de *Kotetishvilia ewaldi* VERMEULEN, 1999, identifiée ultérieurement à *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962).

Kotetishvilia armenica (AKOPIAN, 1962), se rapproche de *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890)

par sa costulation mais sa taille adulte nettement plus petite et la perte rapide de ses carènes latéro-ventrales l'en éloignent fortement, ainsi que son stade cloisonné lisse persistant jusqu'à des hauteurs de tour plus grandes. La possibilité d'un dimorphisme sexuel au sein d'une population représentée par ces deux espèces ne peut pas être envisagée à cause de l'existence, dans la population de *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890), de spécimens de taille adulte plus petite que la moyenne pouvant jouer le rôle de microconches et aussi, à cause de leurs répartitions stratigraphiques différentes. La filiation la plus évidente consiste à individualiser *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962) à partir de *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841). Le processus évolutif correspondant est caractérisé par :

- l'acquisition permanente d'un stade cloisonné lisse (néoténie) jusqu'à une hauteur de tour généralement plus élevée que celle de l'espèce mère, sauf pour quelques spécimens graciles de l'espèce mère ;

- l'acquisition d'une costulation ventrale ontogéniquement plus brève et plus atténuée sur le ventre que celle de l'espèce mère ;

- la réalisation de carènes latéro-ventrales continues, plus aiguës, festonnées et non crénelées au stade costulé, qui disparaissent rapidement à une hauteur de tour moyenne inférieure à celle de l'espèce mère ;

- corrélativement, une taille adulte moyenne bien plus petite que celle de l'espèce mère.

Ce processus évolutif caractérise un début d'évolution dirigé vers l'acquisition de carènes latéro-ventrales lisses à tous les stades ontogéniques, ce qui est atteint, à partir de *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962), par l'individualisation de *Kotetishvilia sauvageai* (HERMITE, 1879) chez laquelle les côtes ne franchissent plus la région ventrale bicarénée et lisse longitudinalement. Des spécimens à festons très atténués, intermédiaires entre l'espèce mère *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962) et l'espèce fille *Kotetishvilia sauvageai* (HERMITE, 1879) sont considérés comme des individus extrêmes de *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962) et classés dans cette espèce. *Kotetishvilia brevicostata* (KOTETISHVILI, 1980) est très proche de *Kotetishvilia sauvageai* (HERMITE, 1879) et des spécimens intermédiaires existent entre ces deux espèces. L'évolution ultime des *Kotetishvilia* VERMEULEN, 1997 est marquée essentiellement par l'apparition de côtes étroites, pincées, plus espacées, à terminaisons fortement proverses et plus régulièrement arquées chez *Kotetishvilia brevicostata* (KOTETISHVILI, 1980) que chez son espèce mère.

L'évolution des *Kotetishvilia* VERMEULEN, 1997 a été antérieurement interprétée à partir du processus des équilibres ponctués [Vermeulen, 1997] ; en fait la plupart des différentes espèces du genre ont été trouvées dans les mêmes horizons dans les domaines pélagique et néritique.

	ZONES	RÉPARTITION DES ESPÈCES	
SUPÉRIEUR	<i>Gerhardtia sartousiana</i>		
	<i>Heinzia sayni</i>		
	<i>Holcodiscus uhligi</i>		
BARREMIEN	<i>Coronites darsi</i>		
	<i>Kotetishvilia compressissima</i>		
	<i>Nicklesia pulchella</i>		
	<i>Kotetishvilia nicklesi</i>		
	<i>Avramidiscus kiliani</i>		
	<i>Pseudothurmannia mortilleti</i>		
INFÉRIEUR			
HAUT.			

TABLEAU 7.— Répartition stratigraphique des principales espèces de PSILOTISSOTIINAE VERMEULEN, 1995.

Dans la lignée *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903) – *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890), il semble que le processus anagénétique soit dominant.

Dans la lignée *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962) – *Kotetishvilia brevicostata* (KOTETISHVILI, 1980), les espèces mères survivent un certain temps avec leur espèce fille, sans modification morphologique apparente.

2.6. Conclusions à l'étude des PSILOTISSOTIINAE VERMEULEN, 1995

La sous-famille des PSILOTISSOTIINAE VERMEULEN, 1995 regroupe des genres liés phylétiquement et dont les différentes espèces sont bien repérées stratigraphiquement (tableau 7). Les répartitions stratigraphiques de

ces différentes espèces mettent en évidence les trois directions évolutives principales réalisées au sein de cette sous-famille :

- la direction réalisée par la succession *Psilotissotia* HYATT, 1900 – *Subpulchellia* HYATT, 1903 ;
- la direction réalisée par l'évolution des espèces du genre *Arnaudiella* VERMEULEN, 1997 ;
- la direction réalisée par l'évolution des espèces des deux lignées du genre *Kotetishvilia* VERMEULEN, 1997.

Une étude plus approfondie des liens phylétiques entre les genres *Psilotissotia* HYATT, 1900 et *Subpulchellia* HYATT, 1903 induira peut-être la mise en synonymie mineure du genre *Subpulchellia* HYATT, 1903 par rapport au genre *Psilotissotia* HYATT, 1900. Nous avons conservés distincts ces deux genres car les différences structurales, monocarénée, acarénée et bicarénée, sont faciles à distinguer.

Dans le genre *Arnaudiella* VERMEULEN, 1997, les espèces primitives à ventre convexe réalisent des espèces à côtes de plus en plus débordantes dans la région latéro-ventrale. Cette évolution est marquée aussi, dans la Zone à *Kotetishvilia nicklesi*, par l'apparition de rares individus à côtes ventrales projetées en avant. Cette population réduite (ou espèce ?) semble donner de grands individus chez qui les débordements costaux s'atténuent voire disparaissent, ce qui morphologiquement les rapprochent des *Nicklesia*.

Le genre *Kotetishvilia* VERMEULEN, 1997 est maintenant caractérisé sur le plan évolutif par deux lignées caractérisées par un processus évolutif commun : la régression puis la disparition des sillons intercostaux sur la région ventrale. Cette disparition des sillons intercostaux, acquise seulement par la lignée la plus évoluée, permet de réaliser des espèces à coquilles bicarénées, à carènes lisses longitudinalement se répartissant stratigraphiquement du Barrémien inférieur terminal, Zone à *Coronites darsi*, jusque vers le milieu du Barrémien supérieur, Zone à *Gerhardtia sartousiana*.

Le genre *Kotetishvilia* VERMEULEN, 1997, issu du genre *Arnaudiella* VERMEULEN, 1997, regroupe un ensemble d'espèces phylétiquement liées. Bien que possédant des caractères ornementaux peu variés ce groupe homogène, exclusivement barrémien, s'individualise bien des autres genres de la sous-famille des PSILOTISSOTIINAE VERMEULEN, 1995 par ses espèces de tailles relativement grandes et par sa position stratigraphique. À partir de la partie supérieure de la Zone à *Nicklesia pulchella* et jusqu'à la Zone à *Gerhardtia sartousiana*, les espèces du genre *Kotetishvilia* VERMEULEN, 1997 sont les seules représentantes des PSILOTISSOTIINAE VERMEULEN, 1995.

3.- SOUS-FAMILLE DES PULCHELLIINAE DOUVILLÉ, 1911 emend. VERMEULEN, 1995

Cette sous-famille comprend les genres *Nicklesia* HYATT, 1903, *Coronites* HYATT, 1903, *Memmiella* VERMEULEN, 1999, *Curiolia* VERMEULEN, 1999, *nomen correctum* VERMEULEN, 1999, *pro Curiolites in* Vermeulen, 1995a, p. 61, *Heinzia* SAYN, 1890, *nom. transl.* HYATT, 1903, *Pulchellia* UHLIG, 1882 et *Gerhardtia* HYATT, 1903.

Trois ensembles génériques majeurs peuvent y être distingués en fonction de leur distribution paléogéographique :

- les genres *Nicklesia* HYATT, 1903 et *Heinzia* SAYN, 1890, *nom. transl.* HYATT, 1903 se répartissant, tout au moins jusqu'à *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856), sur les domaines téthysiens et andins ;
- les genres *Coronites* HYATT, 1903, *Curiolia* VERMEULEN, 1999, *nomen correctum* VERMEULEN, 1999, *pro Curiolites in* Vermeulen, 1995a, p. 61 et *Memmiella* VERMEULEN, 1999 se développant préférentiellement dans le domaine téthysien ;

– les genres *Pulchellia* UHLIG, 1882 et *Gerhardtia* HYATT, 1903 dont la distribution, à l'exception de *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) et de *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), se fait préférentiellement dans le domaine Andin.

3.1. Genre *NICKLESIA* HYATT, 1903

Générotype : *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841)

Dénomination : genre dédié à R. Nicklès.

Diagnose : espèce à coquille involute, à tours plus hauts que larges, lisse chez le jeune et ornée de côtes larges et assez peu élevées aux stades juvénile tardif et adultes, sauf chez les spécimens du morphotype robuste. Ces côtes de direction radiale à faiblement proverse, ou parfois rétroverse, naissent vers la base des flancs et bifurquent parfois. Les points de bifurcation sont situés préférentiellement sur la moitié interne des flancs ; ils deviennent très proéminents chez les spécimens du morphotype robuste. Des côtes intercalaires naissent entre la mi-flanc et la base du tiers externe des flancs. Les côtes, devenues toutes semblables sur la région latéro-ventrale, traversent le ventre arrondi sans y être atténuées. Chez certains spécimens du morphotype robuste, elles y sont plus vigoureuses que sur les flancs. Au stade adulte tardif les côtes deviennent moins larges, moins vigoureuses et plus flexueuses.

L'ombilic est très petit et la paroi péri-ombilicale, abrupte, se raccorde au reste des flancs par un coude arrondi.

La ligne de suture possède un lobe ventral large, bifide, indenté par une selle siphonale courte et large. Le lobe latéral, de terminaison variable, est plus ou moins large et de profondeur sensiblement égale à celle de la première selle latérale. Les lobes auxiliaires ont une terminaison trifide. Nous n'avons pas observé le lobe dorsal. Les selles, larges, peu élevées, sont échancrées par un lobule étroit et allongé dont la terminaison est trifide. Lobes et selles sont indentés par de petits lobules dont la distribution, la forme et la profondeur peuvent être variables sur les deux flancs d'un même individu. Ces indentations sont de moins en moins exprimées de la périphérie vers l'ombilic.

Contenu spécifique : le genre *Nicklesia* HYATT, 1903 regroupe actuellement les espèces *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841) et *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841). Le spécimen antérieurement figuré sous le nom de *Nicklesia* cf. *nodosa* BÜRL, 1956 [Vermeulen, 1997a], n'appartient pas au genre *Nicklesia* HYATT, 1903 ; il doit être classé dans le genre *Arnaudiella* VERMEULEN, 1997.

Origine et devenir : le genre *Nicklesia* HYATT, 1903 est issu du genre *Arnaudiella* VERMEULEN, 1997 ; il est à l'origine des genres *Heinzia* SAYN, 1890, *Coronites* HYATT, 1903 et *Pulchellia* UHLIG, 1882.

Répartition stratigraphique : dans la Zone à *Kotetishvilia nicklesi*, il existe des spécimens très rares préfigurant les *Nicklesia* et affines au genre *Arnaudiella* VERMEULEN, 1997. *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841) se développe brusquement dès la base de la zone qu'elle caractérise ; la dernière espèce du genre, *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841), disparaît dans la Zone à *Kotetishvilia compressissima*.

Affinités et différences : les espèces du genre *Nicklesia* HYATT, 1903 se rapprochent de celles du genre *Heinzia* SAYN, 1890 par la costulation de leurs flancs. Elles en diffèrent par l'absence des structures périphériques, par une région ventrale arrondie ou nettement moins concave, traversée par les côtes non ou peu atténuées, et par un ombilic qui reste presque fermé.

Les espèces du genre *Nicklesia* HYATT, 1903 diffèrent de celles du genre *Coronites* HYATT, 1903 par un ventre arrondi ou presque plat ou très faiblement concave, par des côtes plus larges, moins proverses et non interrompues sur le ventre, et par un ombilic presque fermé.

Les espèces du genre *Nicklesia* HYATT, 1903 se rapprochent de celles du genre *Pulchellia* UHLIG, 1882 par leur costulation, leur ombilic presque fermé et par l'absence des structures périphériques ; elles en diffèrent par un ventre nettement moins concave, non limité par des arêtes ventrales ; elles en diffèrent aussi par des côtes peu ou non atténuées sur le ventre.

NICKLESIA pulchella (D'ORBIGNY, 1841)

PL. 1, fig. 4 ; Pl. 2, fig. 1-6 ; Pl. 29, fig. 1-6 ;
Pl. 30, fig. 1-11 ; Pl. 31, fig. 1-4 ; Pl. 32, fig. 1-11 ;
Pl. 33, fig. 1-10 ; Pl. 34, fig. 1-11 ;
Pl. 35, fig. 1-4 ; Pl. 36, fig. 1-10

Synonymie

- 1841 – *Ammonites pulchellus*, d'Orbigny ; d'Orbigny, p. 133, Pl. 40, fig. 1, 2.
1842 – *Ammonites dumasianus*, d'Orb. ; d'Orbigny, p. 33, 34, Pl. II, fig. 1, 2.
non 1856 – *Ammonites pulchellus* d'Orb. ; Karsten, Pl. II, fig. 8.
? 1883 – *Pulchellia karsteni* n. sp. ; Uhlig, Pl. XX, fig. 1
non 1886 – *Ammonites pulchellus* d'Orb. ; Karsten, Pl. II, fig. 8.
non 1887 – *Ammonites pulchellus* d'Orb. ; Karsten, Pl. II, fig. 8.
? 1888 – *Pulchellia pulchella* d'Orb. sp. ; Kilian, p. 677, 678, Pl. XVIII, fig. 2
1890 – *Pulchellia (Stoliczkaia ?) pulchella* D'ORB. sp. ; Nicklès, p. 13, 14, Pl. I, fig. 10, 11 ; Pl. III, fig. 6.

- 1890 – *Pulchellia (Stoliczkaia ?) zeilleri* n. sp. ; Nicklès, p. 14-16, Pl. I, fig. 12-16 Pl. III, fig. 4.
1894 – *Pulchellia pulchella* ; Nicklès, p. 37, fig. 3-5.
1894 – *Pulchellia levyi* n. sp. ; Nicklès, p. 43, 44, Pl. VII, fig. 15 ; Pl. VIII, fig. 7, 8.
1894 – *Pulchellia nolani* n. sp. ; Nicklès, p. 48, 49, Pl. VI, fig. 1.
1897 – *Pulchellia* aff. *pulchella* D'ORB. ; Gerhardt, p. 154, 155, Pl. III, fig. 9.
1903 – *Nicklesia alicantensis* n. sp. Hyatt ; Hyatt, p. 138.
1903 – *Nicklesia lenticulata* n. sp. Hyatt ; Hyatt, p. 138.
1903 – *Nicklesia dumasiana* (d'Orbigny) ; Hyatt, p. 139, Pl. XVII, fig. 6-8.
1937 – *Nicklesia dumasiana* D'ORB. ; Riedel, p. 63, 64, Pl. 11, fig. 1, 2.
1937 – *Nicklesia zeilleri* NICKL. ; Riedel, p. 64, 65, Pl. 11, fig. 3, 4 ; Pl. 13, fig. 20.
1937 – *Nicklesia alicantensis* HYATT ; Riedel, p. 65, 66, Pl. 11, fig. 5-7.
1938 – *Pulchellia (Nicklesia) richardsi* n. sp. ; Roschen, p. 110, 111, Pl. I, fig. 1-3.
1938 – *Pulchellia (Nicklesia) lenticulata* Hyatt ; Roschen, p. 111, Pl. I, fig. 4, 5.
1938 – *Pulchellia (Nicklesia) willardi* n. sp. ; Roschen, p. 112, Pl. I, fig. 6-7.
1945 – *Nicklesia pulchella* D'Orb. ; Darder y Pericas, Pl. 6, fig. 379.
1956 – *Nicklesia colombiana* (D'ORBIGNY) ; Bürgl, p. 45, Pl. V, fig. 16 ; Pl. VI, fig. 2.
1956 – *Nicklesia nolani* (NICKLÈS) ; Bürgl, p. 46, 47, Pl. VI, fig. 3-6.
1956 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY) ; Bürgl, p. 47, 48, Pl. III, fig. 1 ; Pl. VI, fig. 7-9.
1956 – *Nicklesia* cf. *dumasiana* (D'ORBIGNY) ; Bürgl, Pl. VI, fig. 10, 11.
1956 – *Nicklesia dumasiana* (D'ORBIGNY) ; Bürgl, p. 48, 49, Pl. VII, fig. 1-3, 5 ; Pl. VIII, fig. 2 ; Pl. IX, fig. 1.
1956 – *Nicklesia dumasiana dumasiana* (D'ORBIGNY) ; Bürgl, p. 49, Pl. VIII, fig. 1, 3.
1956 – *Nicklesia dumasiana richardsi* ROSCHEN ; Bürgl, p. 49, Pl. VII, fig. 4 ; Pl. VIII, fig. 5-8.
1956 – *Nicklesia dumasiana retrocurvata* n. subsp. ; Bürgl, p. 50, Pl. VIII, fig. 4 ; Pl. IX, fig. 2, 3.
1956 – *Nicklesia alicantensis* HYATT ; Bürgl, p. 51, Pl. X, fig. 2-8.
1956 – *Nicklesia didayana didayana* (D'ORBIGNY) ; Bürgl, p. 53, 54, Pl. X, fig. 12 ; Pl. XI, fig. 1-3 (morphes tardifs).

- 1956 – *Nicklesia didayana multifida* n. ssp. ; Bürgl, p. 53, Pl. XI, fig. 4, 5.
- 1956 – *Nicklesia karsteni* (UHLIG) ; Bürgl, p. 54, 55, Pl. XI, fig. 7-9.
- 1957 – *Nicklesia dumasiana* (D'ORBIGNY) ; Arkell, Kummel et Wright in Moore, p. L382, fig. 499.
- 1958 – *Nicklesia pulchella* D'ORB. ; Luppov et Drutshchitz, Pl. XLIX, fig. 9.
- non 1960 – *Nicklesia pulchella* D'ORB. ; Drutshchitz et Koudriatseb, p. 298, Pl. 41, fig. 2, 3.
- non 1964 – *Nicklesia pulchella* (ORB.) ; Fülöp, Pl. XVII, fig. 4.
- ? 1964 – *Nicklesia* cfr. *pulchella* (ORB.) ; Fülöp, Pl. XXIX, fig. 3, 4.
- ? 1969 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY) ; Nagy, p. 208, Pl. I, fig. 1,2.
- 1970 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY) ; Avram, Pl. 2, fig. 11.
- 1976 – *Nicklesia* aff. *pulchella* (D'ORBIGNY) ; Avram, p. 49, 50, Pl. 5, fig. 4.
- non 1980 – « *Nicklesia* » *pulchella* d'Orbigny ; Kote-tishvili, p. 85, Pl. VIII, fig. 6, 7.
- 1980a – *Pulchellia* (*Nicklesia*) *pulchella* (D'ORB.) ; Vermeulen, p. 15-23, Pl. II, fig. 1-3 ; Pl. III, fig. 11.
- 1980b – *Pulchellia* (*Nicklesia*) *pulchella* (D'ORBIGNY) ; Vermeulen, Pl. V, fig. 11.
- 1995 – *Nicklesia pulchella* (d'Orbigny) ; Company, Sandoval et Tavera, p. 252, fig. 7f.
- 1996a – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY) ; Vermeulen, Pl. 1, fig. 12, 13 ; Pl. 2, fig. 1, 2.
- 1996 – *N. dumasiana* (ORBIGNY) ; Wright, Cal-lomon et Howarth, p. 111, p. 112, fig. 85, 2 a, b.
- 1997a – *Nicklesia pulchella* (D'ORB.) ; Vermeulen, Pl. 1, fig. 13-16.
- 1998c – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY) ; Vermeulen, Pl. 2, fig. 1, 2, 7-10.
- 1999 – *Nicklesia* cf. *karsteni* (UHLIG) ; Avram, p. 19, 20, Pl. I, fig. 8.
- ? 1999 – *Nicklesia* (?) cf. *pseudokarsteni* BÜRGEL ; Avram, p. 20, Pl. II, fig. 11.
- 1999 – *Psilotissotia malladae* (NICKLÈS, 1894) ; Patarroyo Gama, Pl. 2, fig. 4-6.
- 1999 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1840-1842) ; Patarroyo Gama, p. 54-61, Pl. 2, fig. 8-12, 14 ; Pl. 3, fig. 1-12 ; Pl. 4, fig. 1-9, 11-15 ; Pl. 5, fig. 1-7.
- 1999 – *Nicklesia karsteni* HYATT ; Patarroyo Gama, Pl. 2, fig. 13.
- ? 1999 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1840-1842) ; Patarroyo Gama, Pl. 4, fig. 10.

2000 – *Nicklesia pulchella* (d'Orbigny) ; Patarroyo Gama, Pl. 1, fig. 3, 4.

Néotype : cette espèce a été créée par A. d'Orbigny dans la Paléontologie Française pour un spécimen récolté « à la partie ouest du lieu nommé Chamateuil, près de Castellane (Basses-Alpes), par M. Emeric » [d'Orbigny, 1841, p. 133]. Nos recherches dans la collection Emeric, au Laboratoire de Géologie du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris ainsi que dans la collection A. d'Orbigny à l'Institut de Paléontologie du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, ne nous ont pas permis de retrouver le spécimen original. L'holotype étant perdu, nous avons désigné comme néotype le spécimen topotypique n° 414493 du banc 125 de la coupe type n° 044, Ravin de Savoye, Chamateuil près Castellane, Alpes de Haute-Provence [Vermeulen, 1998c].

Hypotypes : les spécimens n° 414365, 414382, 414384, 414385, 414425, 414446, 414455, 414474, 414495, 414496 et 414497, de notre collection.

Dénomination : pour sa beauté.

Localité type : coupe n° 044, Ravin de Savoye, Chamateuil près Castellane, Alpes de Haute-Provence.

Strate type : dans la coupe n° 044 du Ravin de Savoye, les spécimens sont les plus nombreux dans le banc n° 125/044 ; nous désignons donc le banc n° 125/044, de la localité type, comme strate type de l'espèce.

Répartition stratigraphique : *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841) apparaît à la base de la zone qu'elle caractérise ; sa phase acméique se situe dans la partie inférieure de la zone qu'elle caractérise. En domaine de plate-forme, au Clos de Barral près La Bastide, Var, les individus tardifs coexistent parfois avec les individus primitifs de *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841) dans le banc condensé 135/831.

Matériel étudié : le néotype, n° 414493 et l'hypotype n° 414496, ainsi que les spécimens n° 414612, 414613, 414614 et 414615, du banc n° 125/044, Zone à *Nicklesia pulchella*, coupe n° 044, Ravin de Savoye, Chamateuil près Castellane, Alpes de Haute-Provence ; le spécimen n° 414492 du banc n° 109-3/041 et le spécimen n° 414541 du banc n° 109-1/041, coupe n° 041, strato-type d'Angles ; les spécimens n° 414290, 414293, 414316 et 414735 du banc n° 134b/831, les spécimens n° 414351 à 414491 ainsi que les spécimens n° 414230, 414291, 414292, 414294 à 414299, 414337, 414345, 414346, 414347 et 414753, du banc n° 134c/831, Zone à *Nicklesia pulchella*, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var ; le spécimen tardif n° 414219, du banc n° 134d/831, Zone à *Nicklesia pulchella*, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var ; les spécimens n° 414115, 414216, 414217 du banc condensé n° 135/831, Zone à *Nicklesia pulchella* ou base de la Zone à *Kotetishvilia compressissima*, coupe

n° 831, Le Clos de Barral près La Bastide, Var ; les spécimens n° 414494, 414495 et 414599, Zone à *Nicklesia pulchella*, du ruisseau des Condamines, La Grange, près Comps-sur-Artuby, Var ; les spécimens n° 414342, 414343, 414344, 414497, 414498 et 414809, Zone à *Nicklesia pulchella*, La Graou près Trigance, Var ; les spécimens hématisés n° 414758, 414967 à 414974 et 414987, Zone à *Nicklesia pulchella*, La Querola près Cocentaina, Province d'Alicante, Espagne, ainsi que d'autres spécimens non numérotés du même gisement ; les spécimens n° 414145, 414146 et 414147 du banc 7/FONC, Zone à *Nicklesia pulchella*, ou base de la Zone à *Kotetishvilia compressissima*, coupe de la Sierra de Foncalent près Alicante, Espagne ; les spécimens n° 414068, 414069 et 414070, de la région de Leiva, Colombie.

Mensurations

N°	D	H	E	NE	100 E/H
414493	29,1	15,8	7,4	12	46,8
414496	40,2	23,5	10	17	42,5
414351	30,7	17,5	9,5	15	54,3
414352	36	21	12	11	57,1
414353	30,3	18,5	9	14	48,6
414354	26,2	15,1	9,1	14	60,3
414355	29,5	17	9	19	52,9
414356	26,6	15,2	8,6	12	56,6
414357	27,5	15,9	9,5	14	59,7
414358	31,7	17,2	9,3	20	54,1
414359	34,2	19,8	10,4	13	52,5
414360	28,5	16	8,3	18	51,9
414361	28	15,6	9,2	13	59
414362	27	15,6	8	12	51,3
414363	40,7	23,7	13,5	13	57
414364	43,1	24,5	13,8	16	56,3
414365	65,6	37,1	24,5	12	66
414366	38	22,3	11,4	25	51,1
414367	34,5	20,6	10	14	48,5
414368	37,9	22	10,9	20	49,5
414369	32,8	18,5	9,4	17	50,8
414370	36,5	20,7	10,4	14	50,2
414371	29,8	17,6	11,7	12	66,5
414372	55	31,3	23,7	12	75,7
414373	28,1	16,4	9,2	12	56,1
414374	28	15,8	8,3	15	52,5
414375	43,2	24,8	13	16	52,4
414376	25,6	14,3	7,9	12	55,2
414377	34,9	20,5	12,2	13	59,5
414378	33,4	18,8	10,5	16	55,9
414379	43	24,2	11,6	21	47,9
414380	27,8	15,5	9,1	12	58,7
414381	35,3	20,2	10,7	14	53
414382	50,7	28,8	17,2	14	59,7
414383	28,6	16,5	11,5	10	69,7
414384	31	17,4	8,3	18	47,7
414385	29,3	16,6	9,1	12	54,8
414386	26,8	15,2	8	12	52,6
414387	33	19	13,4	11	70,5
414388	30,3	17,8	9,9	11	55,6
414389	35,5	20,5	10,6	17	51,7

N°	D	H	E	NE	100 E/H
414390	39,9	23,2	11,5	26	49,6
414391	33,2	18,5	10,4	12	56,2
414392	25,5	14,9	8,7	11	58,4
414393	28,5	16,2	10,3	12	63,6
414394	31	18,4	10,1	11	54,9
414395	36,3	21	9,9	13	47,1
414396	39,2	22,6	11,9	16	52,7
414397	39	22,5	11,5	19	51,1
414398	27,4	16,1	9,2	14	57,1
414399	37,8	21,6	12	12	55,6
414400	30,2	18,5	11	11	59,5
414401	37,7	21,5	12	13	55,8
414402	28,6	15,8	8,9	13	56,3
414403	37,3	21	10,6	21	50,5
414404	31,6	18,3	9,5	13	51,9
414405	39,5	23	11,9	21	51,7
414406	36,4	20,4	11	13	53,9
414407	41,8	24	12,5	16	52,1
414408	43,6	24,5	13,7	15	55,9
414409	27,8	16,1	9,4	11	58,4
414410	39,2	22,6	12,4	15	54,9
414411	35,5	20,1	10,3	18	51,2
414412	30,4	17,2	9,3	16	54,1
414413	25,7	14,5	7,5	11	51,7
414414	34,3	19,6	10,4	15	53,1
414415	40,8	23,5	11	19	46,8
414416	26,9	15,5	10,9	10	70,3
414417	28,3	16,2	8,2	15	50,6
414418	33,8	19,9	13,5	11	67,8
414419	29	16,6	10,4	11	62,7
414494	44,4	25,5	15,1	16	59,2
414495	30,5	17,8	13,3	10	74,7
414599	51	29,8	16,2	13	54,4
414343	28,7	16,7	8	16	47,9
414497	39	21,9	13,8	15	63
414498	27,4	15,9	9,2	16	57,9
414987	29,2	16,7	11,3	13	67,7
414420	30,3	16,5	9,4	16	57
414421	34,5	20	12	11	60
414422	38,1	21,4	11,3	16	52,8
414423	34,2	19	14,2	11	74,7
414424	35	20	10,5	11	52,5
414425	33,3	19,5	13	11	66,7
414426	27,3	16,3	8,3	18	50,9
414427	39,3	22,2	11,5	14	51,8
414428	31,8	18,6	9,1	14	48,9
414429	33,9	19,5	9,3	14	47,7
414430	50	29,5	14	22	47,5
414431	43,3	24,1	13,4	14	55,6
414432	36	20,5	9,8	17	47,8
414433	30,6	18	9	16	50
414434	30,7	17,2	9,5	15	55,2
414435	31,4	17,4	8,7	17	50
414436	31,3	18,2	9,5	14	52,2
414437	35,8	20,5	10	20	48,8
414438	30,3	17,5	9	13	51,4
414439	27,7	16,2	10,9	11	67,3
414440	/	/	/	/	/
414441	44,3	25,5	17,4	11	68,2
414442	27,3	16,2	8,5	12	52,5

N°	D	H	E	NE	100 E/H
414443	45,3	25,5	16	14	62,7
414444	45	26	16,1	12	61,9
414445	40,1	22,8	12,7	14	55,7
414446	56,4	31,9	16	22	50,2
414447	32,3	18,3	11,8	11	64,5
414448	45,5	26	16,5	14	63,5
414449	37,4	21,4	12	15	56,1
414450	34	19,8	10,7	13	54
414451	42,5	24,3	12,5	17	51,4
414452	36,8	21,1	12	13	56,9
414453	33,7	19,9	10,2	13	51,3
414454	44,2	25,8	13,2	18	51,2
414455	33,6	19,3	9,7	12	50,3
414456	30,7	17	9,1	16	53,5
414457	31,9	18	10	16	55,6
414458	33,5	19,2	10,3	15	53,6
414459	28,7	16,9	9	17	55,3
414460	42,2	23,5	12	18	51,1
414461	25,7	14,4	9,8	9	68,1
414462	21	14,5	8,3	12	57,2
414463	24	14	7,4	12	52,9
414464	22,7	13,2	9,8	9	74,2
414465	23,8	13,7	9	11	65,7
414466	24,3	14,4	8	15	55,6
414467	24,5	13,9	10,3	11	74,1
414468	20,6	11,8	8,4	8	71,2
414469	18,4	11	6,7	13	60,9
414470	18	9,9	7,5	9	75,8
414471	17	9,6	6	11	62,5
414472	19,7	11,4	8,4	9	73,7
414473	20	11,1	9	9	81,1
414474	81	46	25	14	54,3
414475	31,2	17,2	8,8	13	51,2
414476	44,2	25	14,7	15	58,8
414477	37	21	11,1	14	52,9
414478	40	22,3	11,5	16	51,6
414479	34	20	10,8	14	54
414480	40,2	22,9	11,4	17	49,8
414481	39,1	21	11,6	21	55,2
414482	33,6	19,3	10,9	14	56,5
414483	31,8	18,8	9,2	13	48,9
414484	31,2	17,5	9,1	17	52
414485	24,7	14,3	9,5	11	66,4
414486	27,4	16	8,5	12	53,1
414487	26	15,2	9,3	12	61,2
414291	19	10,7	9,1	7	85
414292	31	17,8	9,1	17	51,1
414294	27,8	15,9	8,4	13	52,8
414295	25,7	14,6	9,2	11	63
414296	30	17,2	9,8	15	57
414298	31,8	18,6	10,3	13	55,4
414299	32,2	18,5	9,7	13	51,2
414068	40,7	23,5	14,2	14	60,4
414070	35	20,1	12,3	16	61,2

Diagnose : espèce à coquille involute, lisse chez le jeune, à ventre convexe à tous les stades ontogéniques. Des côtes larges et plus ou moins vigoureuses apparaissent plus tôt sur les morphotypes robustes que sur les morphotypes graciles ; leur nombre croît des morphotypes robuste et plat jusqu'au morphotype

gracile. Le ventre, plus ou moins large, est arrondi mais sa convexité augmente des morphotypes robustes vers les morphotypes graciles. Les individus tardifs présentent une légère diminution de la convexité ventrale. Le parcours des côtes sur les flancs est rectiligne ou flexueux, parfois rétroverse. Sur certaines côtes, des tubercules latéraux peuvent exister et ils précèdent souvent une bifurcation costale ; ils sont communs sur les spécimens du morphotype robuste. La section transversale des tours est plus ou moins élancée et le maximum d'épaisseur est situé vers la mi-flanc. Ce maximum d'épaisseur se trouve au niveau des tubercules latéraux, lorsqu'ils existent.

Description : néotype, spécimen n° 414493 ; spécimen très faiblement comprimé *post-mortem*, dont les tours internes sont lisses. Le dernier tour est observable à partir de 7,5 mm environ de hauteur de tour.

Vers 9 mm de hauteur de tour des sillons apparaissent sur le tiers externe des flancs et individualisent des côtes courtes et larges. Jusqu'à 12 mm de hauteur de tour les sillons descendent rapidement sur les flancs pour former des côtes larges, de direction sub-radiale. Ces côtes ne sont bien marquées que sur la moitié externe des flancs.

Au-delà de 12 mm de hauteur de tour et jusqu'à l'ouverture, les côtes sont bien exprimées sur toute la hauteur des flancs ; elles naissent peu vigoureuses à la base des flancs, prennent une direction faiblement proverse en s'élargissant progressivement jusqu'au milieu des flancs. À partir de la mi-flanc, elles bifurquent et reprennent une direction sub-radiale ; elles sont très légèrement concaves vers l'avant et leur vigueur et leur largeur augmentent progressivement de la mi-flanc jusqu'au ventre.

Le ventre, sur les côtes et dans les sillons intercostaux, est régulièrement convexe.

L'ombilic est très petit ; sa taille, pour une hauteur de tour de 15,8 mm, est d'environ 2mm.

La ligne de suture n'est pas étudiable.

Variabilité intraspécifique : les spécimens de *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841) du ravin de Savoye, ainsi que ceux de la coupe stratotypique, montrent une variabilité intraspécifique où les morphotypes robustes sont très rares. Le nombre de côtes externes sur le dernier demi-tour varie de 9 à 25. La population du banc n° 125/044 donne une bonne représentation des principales caractéristiques des morphotypes plat, médian et gracile.

Un cas particulier d'ornementation est réalisé par le spécimen figuré sous le nom de *Pulchellia* (*Nicklesia*) *willardi* n. sp. [Roschen, 1938, Pl. I, fig. 6, 7] qui présente sur chaque flanc une alternance assez régulière de côtes principales longues et de côtes intercalaires courtes telle que chaque côte est courte sur un flanc et longue sur l'autre flanc. L'espèce créée par E.C.H. Roschen, mise sans argumentation en synonymie

mineure de *Nicklesia dumasiana* (D'ORBIGNY, 1842) par Bürgl [1956], est représentée dans notre collection par un nombre très faible d'individus, contemporains de *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841). Ce type ornemental qui se réalise à l'âge adulte, n'a pas donné de population ultérieure ou de lignée particulière ; nous le considérons comme l'expression phénotypique d'une mutation sans valeur spécifique.

Le parcours des côtes sur les flancs est très variable ; rectiligne et de direction radiale sur les morphotypes robustes, il est légèrement flexueux sur les morphotypes graciles où on observe parfois sur le ventre l'ébauche d'un sinus convexe. Certains spécimens appartenant aux morphotypes plats, médians et, parfois au morphotype gracile, possèdent des côtes de direction plus ou moins rétroverse qui reprennent une direction radiale à sub-radiale à un âge plus avancé ; ces spécimens s'intègrent dans le cadre de la variation phénotypique intra-spécifique.

D'autres spécimens présentent, à des stades ontogéniques divers, une côte « double », très large, correspondant à la « non séparation » d'une côte en deux côtes simples ; cette particularité morphologique assez rare, observée sur des spécimens des différents morphotypes référentiels, n'a pas d'importance sur le plan taxinomique.

Pour les spécimens mesurés du Clos de Barral, le diagramme de dispersion de 100 E/H en fonction de N (fig. 20) montre une répartition de ces derniers selon un nuage de forme sub-triangulaire ; les trois régions circommittales montrent chacune un rassemblement unimorphotypique où, un nombre de côtes faible et une forte épaisseur caractérisent le morphotype robuste, un nombre de côtes faible et une faible épaisseur caractérisent le morphotype plat et ou un nombre de côtes élevé et une faible épaisseur caractérisent le morphotype gracile. Nous avons proposé une mesure de la robustesse d'un spécimen par le rapport 100 E / (H x NE). Ce rapport est très utile pour définir les affinités d'un spécimen par rapport aux spécimens morphotypiques distingués dans ce travail.

Le morphotype robuste possède des côtes larges, vigoureuses et rigides, des points de bifurcation des côtes très proéminents, sub-tuberculiformes, et un ventre plus ou moins large. Les spécimens n° 414291, 414372, 414383, 414387, 414416, 414418, 414425, 414439, 414441, 414461, 414464, 414465, 414467, 414468, 414470, 414472, 414473, 414485, 414495 et 414987 dont la robustesse est égale ou supérieure à 6 représentent bien ce morphotype ; le nombre de côtes externes de ces spécimens sur le dernier demi-tour de spire varie entre 7 et 12 et le rapport 100E/H varie entre 66,4 et 85.

Le morphotype plat possède des côtes larges plus ou moins vigoureuses et un ventre étroit ; il ne possède pas de renflements sub-tuberculiformes latéraux. Le néotype et les spécimens n° 414299, 414353, 414367, 414370, 414404, 414413, 414427, 414428, 414429,

414438, 414453, 414455, 414475, et 414483 représentent bien ce morphotype ; leur robustesse varie entre 3,4 et 4,7, leur nombre de côtes externes sur le dernier demi-tour de spire varie entre 11 et 14 et le rapport 100E/H varie entre 46,8 et 51,9.

Le morphotype gracile a des côtes étroites, flexueuses, et un ventre étroit à très étroit ; il ne possède pas de renflements sub-tuberculiformes latéraux. Les spécimens n° 414360, 414366, 414368, 414384, 414390, 414397, 414403, 414405, 414411, 414415, 414426, 414430, 414437, 414446, 414454, 414460 et 414481 représentent bien ce morphotype. Leur robustesse varie entre 1,9 et 2,9, leur nombre de côtes externes sur le dernier demi-tour de spire varie entre 18 et 26 et le rapport 100 E/H varie entre 46,8 et 51,9.

Nous avons également distingué un morphotype médian dont les caractéristiques sont intermédiaires entre celles des trois autres morphotypes. Les spécimens n° 414364, 414378, 414408, 414434, 414449 et 414466 représentent bien ce morphotype ; leur robustesse varie entre 3,5 et 3,7, le nombre de côtes externes sur le dernier demi-tour de spire varie de 15 à 17 et le rapport 100E/H est compris entre 55 et 58.

Toutes les formes intermédiaires existent entre ces quatre morphotypes et certains spécimens, comme l'hypotype, possèdent une double ornementation costale qui, au stade jeune, est celle du morphotype plat et, au stade adulte, celle du morphotype gracile.

La ligne de suture varie dans le détail en fonction de la robustesse des individus ; elle est moins découpée en allant des spécimens graciles vers les spécimens robustes.

Affinités et différences : *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841) ressemble à *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841) par son ornementation costale ; elle en diffère essentiellement par son ventre arrondi à tous les stades ontogéniques et ses côtes moins proverses sur le ventre.

Nicklesia pulchella (D'ORBIGNY, 1841) diffère des espèces du genre *Arnaudiella* VERMEULEN, 1997 par l'absence de côtes noduleuses ou sub-tuberculeuses sur le ventre, par une taille adulte plus grande et par une phase acméique plus récente.

Des fragments de spécimens adultes tardifs de *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841) peuvent parfois être déterminés par erreur comme des *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1840) ; leurs côtes sont beaucoup plus plates et mousses que celles des *Nicklesia*, à hauteur de tour comparable.

Patarroyo Gama [1999, Pl. 2, fig. 13] figure un spécimen qu'il considère comme l'holotype de *Nicklesia karsteni* (UHLIG, 1883), espèce qu'il attribue par erreur à A. Hyatt. Ce spécimen ne correspond absolument pas à la figuration de V. Uhlig mais si la considération de l'auteur colombien, à propos de l'holotype, était exacte, *Nicklesia karsteni* (UHLIG, 1883) devrait être classée dans *Nicklesia pulchella*

(D'ORBIGNY, 1841) et serait un spécimen du morphotype gracile. La répartition stratigraphique de *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841) indiquée par ce même auteur montre qu'il a classé dans l'espèce de d'Orbigny des spécimens adultes tardifs d'espèces plus récentes, qui, comme c'est souvent le cas chez les PULCHELLIIDAE du Barrémien inférieur, ont un ventre convexe traversé par les côtes.

Origine et devenir : à la base de la Zone à *Kotetishvilia nicklesi* existent des spécimens dont les stades adultes ont une ornementation proche de celle de *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841). Ces spécimens, dont la parenté avec les espèces du genre *Arnaudiella* VERMEULEN, 1997 est évidente, montrent également des tours plus jeunes ornés de côtes ventrales légèrement renforcées sur le ventre ; ils pourraient représenter une population ancestrale, à l'origine de *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841). Si une parenté directe entre les genres *Arnaudiella* VERMEULEN, 1997 et *Nicklesia* HYATT, 1903 est actuellement admise, des recherches supplémentaires s'avèrent encore nécessaires pour préciser les filiations au rang spécifique.

À partir de *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), l'aplatissement des côtes sur le ventre, puis l'acquisition d'une légère concavité, caractérisent l'apparition de *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841) ; cette spéciation est également marquée sur le ventre et la région latéro-ventrale par une incurvation proverse plus accentuée des côtes.

Aire de distribution : *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841) est une espèce ubiquiste ; nous avons récolté et/ou observé des spécimens de Colombie, du Maroc, de Hongrie, du Sud-Est de l'Espagne et du Sud-Est de la France ; L. Memmi en a récolté au J. Faroua et à Potinville, J. Bou Kornine, Tunisie. Des spécimens ont été figurés de Roumanie [Avram, 1976, 1999] et cette espèce a également été citée des Baléares et d'Algérie. Facile à reconnaître et très fréquente durant sa phase acméique, c'est l'une des meilleures espèces-index zonales de la biostratigraphie du Barrémien méditerranéen.

NICKLESIA didayana (D'ORBIGNY, 1841)

Pl. 37, fig. 1-10, Pl. 38, fig. 1-11

Synonymie

- 1841 – *Ammonites didayanus* d'Orbigny ; d'Orbigny, n°164, p. 360, 361, Pl.108, fig. 4, 5.
non 1856 – *Ammonites didayanus* d'Orb. ; Karsten, Pl. II, fig. 7.
1856 – *Ammonites pulchellus* d'Orb. ; Karsten, Pl. II, fig. 8.

- non 1886 – *Ammonites didayanus* d'Orb. ; Karsten, Pl. II, fig. 7.
1886 – *Ammonites pulchellus* d'Orb. ; Karsten, Pl. II, fig. 8.
1887 – *Ammonites didayanus* Orb. ; Mallada, p. 22, Pl. 8, fig. 7, 8.
non 1887 – *Ammonites didayanus* d'Orb. ; Karsten, Pl. II, fig. 7.
1895 – *Pulchellia (Heinzia) coralliophila* nov. sp ? ; Lory et Sayn, p. 20, 21, Pl. 1, fig. 2, 3.
non 1897 – *Pulchellia didayi* D'ORB. ; Gerhardt, p.145 à 147, Pl. III, fig. 4.
1956 – *Nicklesia didayana didayana* (D'ORB.) ; Bürgl, p. 53, 54, Pl. X, fig. 13.
non 1956 – *Nicklesia didayana didayana* (D'ORB.) ; Bürgl, Pl. X, fig. 12 ; Pl. XI, fig. 1-3.
non 1956 – *Nicklesia didayana multifida* (D'ORB.) ; Bürgl, p. 53, Pl. XI, fig. 4, 5.
1956 – *Nicklesia Karsteni* (UHLIG) ; Bürgl, p. 54, 55 ; Pl. XI, fig. 6.
? 1976 – *Pulchellia multicostata* Riedel ; Avram, p. 50, Pl. V, fig. 9.
1980 – *Pulchellia (Nicklesia) didayi* (D'ORB.) ; Vermeulen, p. 24-27, Pl. III, fig. 5, 6, 9, 10.
1995a – *Nicklesia didayi* (d'Orbigny) ; Vermeulen, Pl. 2, fig. 3, 4.
1996b – *Nicklesia didayana* (D'ORB.) ; Vermeulen, p. 141-146, Pl. 1, fig. 1-6.
1997a – *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841) ; Vermeulen, Pl. 2, fig. 5-8.
1998b – *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841) ; Vermeulen, Pl. 3, fig. 1-4.
1999 – *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841) ; Vermeulen, p. 458-464, Pl. 3, fig. 1-11.
? 1999 – *Pulchellia multicostata* RIEDEL ; Avram, p. 20, Pl. II, fig. 9.
? 1999 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1840-1842) ; Patarroyo Gama, Pl. 4, fig. 10.

Néotype : A. d'Orbigny dit figurer un individu de sa collection. Nos recherches pour retrouver ce spécimen sont restées vaines, aucun individu de la collection A. d'Orbigny ne peut être assimilé à l'holotype. Nous avons désigné [Vermeulen, 1995 a ; 1996 b ; 1997 a] un néotype non aplati *post-mortem* et de bonne conservation : le spécimen n° 414100, récolté dans la coupe n° 062 de Saint-Martin près Escagnolles, Alpes-Maritimes.

Hypotypes : les spécimens n° 414101, 414109 et 414114, de notre collection.

Population type : les spécimens n° 414100, 414101, 414102, 414106, 414107, 414108, banc 18/062, Ravin de Saint-Martin, Escagnolles, Alpes-maritimes et les spécimens conspécifiques de la collection A. d'Orbigny

groupés sous l'identité n° 5379-B, Saint-Martin [Vermeulen, 1996 b].

Localité type : coupe n° 062, près de la Chapelle Saint-Martin, Ravin de Saint-Martin près Escagnolles, Alpes-Maritimes.

Strate type : nous avons désigné [Vermeulen, 1996d] le banc polyzonal n° 18/062 comme strate type. Afin de parfaire la définition stratigraphique de cet horizon, nous désignons, par corrélation, comme strate type de *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841), le banc n° 136/831 de la coupe du Clos de Barral, qui a déjà été choisi comme strate référentielle pour la SHA de *Holcodiscus caillaudianus*.

Répartition stratigraphique : de rares individus primitifs apparaissent à la base de la Zone à *Kotetishvilia compressissima*, mais les individus typiques de *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841) ont leur phase acméique dans la SHA de *Holcodiscus caillaudianus* [Vermeulen, 1998 c; 1998 d]. Des individus tardifs existent dans la SHMA de *Pulchellia communis* ; ils se distinguent essentiellement des individus typiques par leur côtes pincées longitudinalement sur les bords du ventre et par un ventre un peu plus concave. *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841) est donc cantonnée dans la Sous-Zone à *Kotetishvilia compressissima*.

Matériel étudié : la population type et le spécimen topotypique, n° 414685 ; les spécimens n° 5379-1 pars n° 5379-2, 5379-3 d'Escagnolles, collection A. d'Orbigny ; le spécimen n° 414074 de Leiva, Colombie ; les spécimens n° 414114, 414118, 414120, 414127, 414128, 414221, 414223, 414234, 414272, 414317 et 414718 à 414725 du banc 136/831, coupe n° 831, du Clos de Barral, Var ; les spécimens 414109, 414110, 414215, 414320, 414339, 414340, 414349, 414559 et 414611 de Comps-sur-Artuby, Var, et le spécimen affine n° 414181 de la Saurée, Alpes maritimes, ainsi que de nombreux spécimens non numérotés de divers gisements du nord du département du Var.

Diagnose : coquille involute à ventre plat ou peu déprimé. Le raccordement de la région latéro-externe avec le ventre est subanguleux. Les côtes larges et bien en relief sont légèrement flexueuses et infléchies vers l'avant sur la périphérie. Elles traversent le ventre en s'atténuant légèrement. L'ombilic est très étroit. Le ventre est faiblement arrondi chez les individus juvéniles ; il devient ensuite plat ou légèrement concave et il redevient légèrement convexe à un stade ontogénique tardif.

Description : néotype, spécimen n° 414100 ; spécimen observable à partir d'une hauteur de tour de 8,3 mm. Sur tout le dernier tour, l'ornementation est constituée de côtes larges et légèrement flexueuses, naissant irrégulièrement entre la base des flancs et la mi-flanc et augmentant régulièrement de largeur jusqu'à la région latéro-externe. Sur la moitié interne des flancs, les côtes

ont une direction faiblement proverse. À partir du milieu des flancs, ou un peu après, elles s'infléchissent pour prendre une direction radiale puis, avant d'atteindre la région latéro-ventrale, elles s'infléchissent de nouveau en reprenant une direction proverse. Sur le tiers interne des flancs les côtes sont irrégulières et certaines, plus vigoureuses que les autres, au nombre de cinq sur le dernier tour, s'élèvent vers la mi-flanc pour y bifurquer. Deux à trois côtes s'intercalent entre les côtes bifurquées. Sur le tiers externe des flancs toutes les côtes sont semblables ; elles traversent le ventre en décrivant un léger sinus vers l'avant et elles y sont très légèrement atténuées.

Le ventre est légèrement concave sur la moitié la plus jeune du dernier tour et cette concavité tend à disparaître sur la dernière moitié du dernier tour. Sur les côtes, le raccord avec le ventre et les flancs se fait par un coude brusque, non caréné.

L'ombilic est fermé.

Mensurations

N°	D	H	E	NE	100E/H	100H/D
Pal. Fr.	32	16	9	15	56,2	50
414100	35,8	20,2	12	16	59,4	56,4
414101	30	16,8	7,7	27	45,8	56
414102	25	14,4	6,2	17	43	57,6
414106	27	15	7,6	19	50,7	55,5
414107	13,8	7,7	5,2	13	67,5	55,8
414108	26,2	14,5	8,2	15	56,5	55,3
414685	25,1	15	7,6	16	50,7	59,8
414114	40,5	21,6	11,3	18	52,3	53,3
414118	33,8	18,7	9,3	19	49,7	55,3
414120	18,6	10,2	7	16	68,6	54,8
414128	28,5	16,3	8	12	49,1	57,2
414221	26,7	15,5	7,3	20	47,1	58
414223	26,9	15,3	7,5	22	49	56,9
414234	31,8	18,2	9,6	18	52,7	57,2
414272	27,4	15,4	8,3	25	53,9	56,2
414317	40,1	22,8	13,3	13	58,3	56,9
414718	23,9	14	6,7	23	47,9	58,6
414719	28,7	15,8	8,6	16	54,4	55
414720	24,8	14,2	7,2	23	50,7	57,3
414721	29	16,6	8,7	16	52,4	57,2
414722	33,2	19,2	8,8	20	45,8	57,8
414723	28	16	7,9	24	49,4	57,1
414725	32,5	18,4	9,9	15	53,8	56,6
414109	/	13,4	9,1	13	67,9	/
414110	28,6	16,5	8,5	24	51,5	57,7
414215	28,4	16,8	8,6	25	51,2	59,1
414320	43,2	23,3	14,1	17	60,5	53,9
414339	20	11,6	6,5	19	56	58
414340	26,8	15,5	7,7	16	49,7	57,8
414349	31,6	17,7	10,1	17	57,1	56
414559	30,5	16,9	9,6	12	56,8	55,4
414611	15,3	9,6	4,4	19	45,8	62,7

Variabilité intraspécifique : comme pour *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), les variations morpholo-

giques de *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841) peuvent être décrites à partir de quatre types morphologiques référentiels.

Morphotype gracile : sur le spécimen n° 414101 pris comme exemple, les flancs sont lisses dans leur moitié interne, jusqu'à une hauteur de 10 mm. Les côtes, peu larges, ornent la moitié externe et deviennent nettement proverses dans la région latéro-externe.

Au stade suivant, jusqu'à une hauteur de spire de 13,3 mm, des renflements allongés, larges et peu vigoureux, apparaissent sur la moitié interne des flancs. Ils donnent naissance à trois ou quatre côtes faiblement flexueuses.

Ultérieurement, autour de l'ombilic, naissent des côtes primaires flexueuses, bien en relief, qui bifurquent le plus souvent en côtes secondaires entre la région périombilicale et le tiers externe des flancs. Il existe des côtes intercalaires entre les côtes bifurquées. Il y a 27 côtes sur la partie externe du dernier demi-tour.

Le ventre est étroit et la dépression ventrale est très faible. Le rapport 100 E/H est de 45,8.

Sur le spécimen n° 414110, les côtes sont plus en relief mais sont aussi plus régulières. Il n'y a pas sur ce spécimen les renflements internes décrits ci-avant sur le spécimen n° 414101. Le ventre, concave chez le jeune, tend à redevenir plat avec l'âge. Il y a 24 côtes sur la partie externe du dernier demi-tour. Le rapport 100E/H est de 54,5.

À ce morphotype gracile appartient le spécimen figuré par H. Karsten sous le nom de *Ammonites pulchellus* d'Orb. [Karsten, 1886, Pl. II, fig. 8a, 8b].

Morphotype médian : ce morphotype est dénommé ainsi car il est représenté par des spécimens dont les valeurs de NE et 100E/H sont intermédiaires entre celles des morphotypes gracile et robuste. La description et la figuration originales [d'Orbigny, 1841, Pl. 108, fig. 4, 5] indiquent que l'holotype était un représentant de ce morphotype ; le néotype que nous proposons en est également un.

Chez les spécimens du morphotype médian, l'ornementation apparaît à des hauteurs de tour diverses mais plus tôt que chez ceux du morphotype gracile. Les côtes, légèrement sigmoïdes, sont larges et bien en relief ; elles naissent dans la région péri-ombilicale, et certaines présentent une accentuation de leur relief qui est suivie d'une bifurcation ou d'une trifurcation. Il existe également des côtes intercalaires naissant entre le milieu et le tiers externe des flancs. La crénulation longitudinale du ventre est ici bien marquée car les côtes sont bien plus vigoureuses que celles des spécimens du morphotype gracile. Les spécimens du morphotype médian ont un ventre plus large que ceux du morphotype gracile. La concavité ventrale est bien marquée chez le jeune et les côtes y sont légèrement atténuées. Cette concavité s'atténue avec l'âge. Sur le néotype, il y a 16 côtes sur la partie externe du dernier demi-tour et le rapport 100E/H est de 59,4.

Morphotype robuste : sur les spécimens étudiés, l'ornementation apparaît à des hauteurs de tour comparables à celles des spécimens du morphotype médian.

Les côtes primaires deviennent très vigoureuses à partir d'une hauteur de spire de 7,5 mm environ ; elles naissent espacées dans la région péri-ombilicale. On en dénombre 8 sur le spécimen n°414109. Dans la région médiane des flancs, elles forment des renflements tuberculiformes allongés à partir desquels elles bifurquent parfois.

Les côtes externes, secondaires et intercalaires, plus rigides que celles des spécimens des autres morphotypes, ont toutes la même vigueur sur le tiers externe des flancs, sur la région latéro-ventrale et sur le ventre ; elles sont fortement projetées en avant sur la région latéro-ventrale. En bordure du ventre, les côtes s'élargissent et forment des crénaux bien en relief assimilés parfois à des tubercules [Lory et Sayn, 1895, p. 20]. Le spécimen n° 414109, bien que fragmentaire, permet de dénombrer 13 côtes environ sur la moitié externe du dernier demi-tour. À une hauteur de tour de 13,4 mm, le rapport 100E/H est de 67,9, l'épaisseur étant mesurée sur les côtes. Les spécimens originaux de *Pulchellia (heinzia) coralliophila* (LORY & SAYN, 1895) sont des représentants de ce morphotype [Lory et Sayn, 1895, Pl. 1, fig. 2, 3].

Morphotype plat : il est très rare dans la population à *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841) récoltée jusqu'à présent. Seul le spécimen n° 414128, à côtes larges et peu nombreuses et à section étroite, représente ce morphotype ; il possède 12 côtes sur la partie externe du dernier demi-tour et son rapport 100E/H est de 49,1.

Les morphotypes gracile, médian et robuste sont représentés par des espèces typologiques décrites antérieurement. Cependant, de nombreux spécimens observés se situent entre les représentants des quatre morphotypes référentiels ; en particulier, les spécimens n° 414120, 414127 et 414128 se situent entre les morphotypes médian et robuste, les spécimens n° 414102 et 414106 se situent entre les morphotypes médian et gracile et le spécimen n° 414725 se situe entre les morphotypes plat et médian. Ces spécimens intermédiaires matérialisent la continuité de la distribution des variations morphologiques de *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841). Le classement de *Nicklesia didayana multifida* BÜRL, 1956 et de *Nicklesia coralliophila* (LORY & SAYN, 1895) au sein de l'espèce *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841), sans distinction sous-spécifique, en est une conséquence [Vermeulen, 1996 b].

Observations : dans sa description initiale de l'espèce, A. d'Orbigny indique un dos (ventre au sens actuel) « tronqué, légèrement carré, sans que les côtes ni les sillons qui les séparent changent leurs saillies » ; cette caractérisation brève et idéalisée ne peut s'appliquer strictement qu'à quelques rares morphotypes précurseurs. La majorité des spécimens de la localité type,

dont ceux de la collection A. d'Orbigny, s'en éloigne plus ou moins et, en particulier, la légère concavité ventrale, visible au bas de la vue buccale de l'holotype [d'Orbigny, pl. 108, fig. 5] est quasi-générale et elle est souvent plus accentuée chez les spécimens topotypiques. Cette concavité ventrale s'atténue avec l'âge et, au stade adulte, le ventre s'arrondit ; il tend à ressembler à celui de l'espèce mère, *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), mais les côtes de *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841) y sont plus proverses et parfois légèrement atténuées dans la région siphonale.

Il existe aussi une contradiction entre le texte original et la figure 4 de la planche 108 en ce qui concerne l'ombilic, puisque A. d'Orbigny indique des « tours comprimés, non apparents dans l'ombilic » [d'Orbigny, 1841, p. 360] ; cette contradiction ne serait qu'apparente car sur les nombreux spécimens que nous avons récoltés, la taille de l'ombilic, bien que très faible, montre une certaine variabilité. Il est cependant certain que le dessinateur a exagéré le diamètre de l'ombilic qui, sur l'holotype, était peut-être masqué par un peu de gangue.

Affinités et différences : sur les flancs, la costulation de *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841) est similaire à celle de *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841). *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841) diffère de *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841) par son ventre plat ou légèrement concave au stade jeune et au début du stade adulte.

Nicklesia didayana (D'ORBIGNY, 1841) diffère de *Heinzia communis* (BÜRL, 1956) par l'absence des tubercules latéro-externes primitifs que possède l'espèce colombienne.

Nicklesia didayana (D'ORBIGNY, 1841) diffère de *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1838) par ses côtes non carénées sur la région latéro-ventrale, moins effacées sur le ventre et par son ventre moins concave.

Avram [1976, Pl. V, fig. 9 ; 1999, Pl. II, fig. 9] a figuré sous le nom de *Pulchellia multicostata* RIEDEL un spécimen dont les caractères morphologiques sont très proches de ceux du morphotype gracile de *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841), espèce à laquelle il pourrait donc appartenir.

Origine et devenir : *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841) est l'espèce fille de *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841).

À partir de *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841), naissent *Heinzia communis* BÜRL, 1956, *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995 et, peut-être indirectement, *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1838).

Aire de distribution : la plupart des spécimens figurés jusqu'à présent ont été récoltés en France. Nous avons récolté un spécimen affine dans la Sierra de Foncalent, Espagne. Des spécimens tardifs de *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841) récoltés au Mont Berzsek rendent probable la présence de *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY,

1841) en Hongrie. La présence de *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841) en Roumanie est probable, ainsi qu'au Maroc [Rey *et al.*, 1988]. Cette espèce est également présente en Colombie, bien que les spécimens figurés par les auteurs colombiens traduisent une conception partiellement erronée de ce taxon. *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841) a une phase acméique brève, ce qui peut expliquer le fait, outre les erreurs de détermination, qu'elle ne soit que peu citée par les auteurs.

3.2. Genre *CORONITES* HYATT, 1903

Générotype : A. Hyatt [1903, p. 130] a désigné *Coronites coronatoides* (SAYN, 1890) comme générotype.

Dénomination : pour l'aspect en couronne du générotype.

Diagnose : genre constitué d'espèces à coquilles plus ou moins évolutives ; chez les espèces anciennes, les côtes sont larges et plates à fines et chez les espèces les plus récentes, les côtes sont fines et espacées. Sur le ventre, toutes les espèces ont des côtes fortement projetées vers l'avant. Le ventre est concave ; il est surcreusé par un sillon siphonal lisse. Ce sillon est parfois délimité par les terminaisons ventrales des côtes qui prennent alors une direction sub-longitudinale. Au stade jeune, les espèces très évolutives peuvent être ornées de vigoureux tubercules latéraux. La section transversale des tours, plus haute que large chez les espèces anciennes assez peu évolutives, devient aussi large, ou plus large que haute, chez les espèces les plus récentes très évolutives.

Contenu spécifique : ce genre comprend les espèces *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995, *Coronites coronatoides* (SAYN, 1890) et peut-être *Coronites ? danremonti* (SAYN, 1890).

Origine et devenir : compte-tenu des spécimens figurés par Riedel [1937, Pl. 11, fig. 13-15] sous le nom de *Pulchellia* aff. *fasciata* GERH., et de l'orientation très proverse des côtes dans la région latéro-ventrale chez certains spécimens de *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841), il faut considérer que l'ornementation ventrale typique des espèces du genre *Coronites* HYATT, 1903 a été acquise avant que le processus d'ouverture de l'ombilic ne soit engagé. Les spécimens figurés par L. Riedel, très peu évolutives, peuvent être considérés comme des morphotypes primitifs s'approchant fortement du début de la cladogenèse séparant le genre *Coronites* HYATT, 1903 des genres *Nicklesia* HYATT et *Heinzia* SAYN, 1890.

Les principaux caractères de l'évolution des espèces du genre *Coronites* HYATT, 1903 sont :

- l'ouverture de l'ombilic ;
- l'acquisition tardive de tubercules latéraux en relation avec l'ouverture de l'ombilic ;

- l'approfondissement et l'élargissement du sillon siphonal ;
- la projection proverse accentuée des côtes sur le ventre, en relation avec la formation du sillon siphonal.

Le genre *Coronites* HYATT, 1903 est donc issu du genre *Nicklesia* HYATT, 1903 ; il est peut-être à l'origine d'une lignée discrète, très proche par sa costulation, représentée par des espèces très rares, qui possèdent une tuberculation latéro-ventrale bien développée. À cause de l'extrême rareté de ses représentants spécifiques, cette lignée n'a pas pu être étudiée.

Coronites HYATT, 1903 est un genre ancestral potentiel du genre *Curiolia* VERMEULEN, 1999.

Répartition stratigraphique : les espèces du genre *Coronites* HYATT, 1903 se répartissent de la base de la Zone à *Coronites darsi* à la partie inférieure de la Zone à *Heinzia sayni*.

Affinités et différences : les espèces du genre *Coronites* HYATT, 1903 se rapprochent de celles des genres *Curiolia* VERMEULEN, 1999 et *Memmiella* VERMEULEN, 1999 par leurs côtes très proverses sur le ventre et par leur sillon siphonal étroit et profond ; elles en diffèrent par l'absence de tubercules latéro-ventraux vigoureux et plus ou moins virgulés. Les espèces du genre *Coronites* HYATT, 1903 diffèrent aussi de celles des genres *Curiolia* VERMEULEN, 1999 et *Memmiella* VERMEULEN, 1999 de même âge stratigraphique, par une taille adulte généralement plus grande.

CORONITES darsi VERMEULEN, 1995

Pl. 39, fig. 1-17 ; Pl. 40, fig. 1-14

Synonymie

- ? 1886 – *Am. gildon* ; Heinz, Pl. I, fig. 19.
- ? 1966 – *Pulchellia hoplitiformis* Sayn ; Breskovski, p. 108, Pl. X, fig. 11
- ? 1967 – *Pulchellia hoplitiformis* Sayn ; Dimitrova, Pl. LXXX, fig. 2.
- 1995 – *Coronites (Coronites) darsi* nov. sp. ; Vermeulen, p. 57-66, Pl. 1, fig. 1-9 ; Pl. 2, fig. 1, 2, 5-8.
- 1996a – *Coronites (Coronites) darsi* VERMEULEN ; Vermeulen, p. 203, Pl. 2, fig. 3, 4.
- 1997a – *Coronites darsi* VERMEULEN ; Vermeulen, p. 103, Pl. 2, fig. 3, 4, 9, 10.
- 1998b – *Coronites darsi* VERMEULEN, 1994 ; Vermeulen, Pl. 2, fig. 13, 14.

Holotype : l'holotype est le spécimen n° 414008, de notre collection ; il a été récolté dans le banc n° 141/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var [Vermeulen, 1995 a].

Hypotype : nous avons désigné comme hypotype [Vermeulen, 1995 a] le spécimen n° 414005, que nous avons récolté dans le banc n° 141/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var.

Population type : la population type est constituée des spécimens n° 414004, 414005, 414006, 414007, 414008, 414010 et 414133, récoltés dans le banc n° 141/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var.

Dénomination : cette espèce est dédiée au professeur René Dars, de l'Université de Nice, France.

Localité type : la localité type est la coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var.

Strate type : la strate type est le banc n° 141/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var [Vermeulen, 1995 a] et par corrélation, le banc n° 125/041 de la coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. Ces repères constituent la SHA de *Coronites darsi*, qui marque la base de la zone de même nom.

Position stratigraphique : *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995 apparaît et se développe dans la partie basale de la Zone qu'elle caractérise.

Matériel étudié : les spécimens topotypiques n° 414004, 414005, 414006, 414007, 414008, 414010, 414085, 414088, 414133, 414267, 414269, 414324, 414607, 414638, 414688 et 414703, du banc n° 141/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var ; les spécimens n° 414129, 414132 et 414731, de Comps-sur-Artuby, Var ; le spécimen n° 414087, de la coupe n° 832, Chapelle Sainte-Anne près Le Bourguet, Var ; les spécimens n° 414001, 414002 et 414086, du banc n° 18/062, coupe n° 062, ravin de Saint-Martin, Bail près Escagnolles ; les spécimens n° 414130, 414686 et 414704, de Terreforte près Tourrette-Levens, Alpes-Maritimes ; les spécimens n° 414093, 414094, 414135, 414732 et 414734, la Saurée près Tourette-Levens, Alpes-Maritimes ; le spécimen n° 414266 de Laghet, Alpes-Maritimes ; le spécimen n° 414136, du banc n° 125/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence.

Diagnose : espèce à section transversale étroite et à flancs très légèrement convexes. Région ventrale concave avec un sillon siphonal profond et plus ou moins large. Costulation généralement proverse, constituée de côtes flexueuses bifurquées ou non. Les côtes sont très fortement projetées en avant sur la région latéro-ventrale et, sur la région ventrale leur proversité augmente. La paroi péri-ombilicale est abrupte et elle se raccorde, soit progressivement, soit par un coude arrondi, au reste des flancs. L'ombilic est légèrement ouvert.

Description : holotype n° 414008 ; spécimen faiblement évolue, à flancs faiblement convexes, à section

transversale des tours plus haute que large et observable sur tout le dernier tour, à partir d'une hauteur de tour de 5,7 mm environ.

Jusqu'à une hauteur de tour de 10,5 mm, des côtes naissent sur la paroi péri-ombilicale, ou à son sommet ; elles ont une direction proverse qui, dans le tiers médian des flancs, devient ensuite subradiale. Certaines de ces côtes bifurquent à des hauteurs variable, entre la base et le sommet du tiers interne des flancs mais ces bifurcations ne sont pas toujours en vis-à-vis d'un flanc à l'autre. Entre ces côtes, bifurquées ou non, des côtes intercalaires naissent à des hauteurs variables dans la moitié interne des flancs. Toutes ces côtes s'élargissent et se renforcent progressivement de leur point d'apparition jusqu'à la région latéro-ventrale, où elles acquièrent leur maximum de vigueur ; corrélativement, les sillons intercostaux s'élargissent et deviennent progressivement de plus en plus profonds. Sur la région latéro-ventrale, toutes les côtes se ressemblent et elles y prennent une direction fortement proverse qui s'accroît de plus en plus au fur et à mesure qu'elles s'approchent du sillon siphonal, au bord duquel les terminaisons de leurs retombées ventrales ont une direction sub-longitudinale. Les retombées ventrales des côtes ne rejoignent pas la côte située en avant d'elles et les sillons intercostaux, très proverses, rejoignent le sillon siphonal. Le ventre est large par rapport à la largeur de la section transversale des tours. Il est fortement concave, bordé par les côtes très vigoureuses et très proverses, et sa région siphonale est lisse longitudinalement.

Entre 10,5 mm de hauteur de tour et l'ouverture, les côtes présentent une alternance côte intercalaire courte – côte principale longue. Les côtes principales semblent naître à la base des flancs ; elles ont une direction nettement proverse jusque vers la mi-flanc puis leur proversité diminue faiblement jusqu'à la région latéro-ventrale. Les côtes intercalaires courtes naissent vers la mi-flanc et deviennent rapidement semblables, par leur direction, leur largeur et leur vigueur, aux côtes principales longues. Sur la région latéro-ventrale et sur le ventre, toutes les côtes sont semblables et elles ont un parcours similaire à celui des côtes de la partie plus jeune décrite ci-avant. Conséquemment à l'accroissement de la coquille, le ventre et le sillon siphonal sont progressivement devenus plus larges.

L'ombilic est faiblement ouvert et il laisse voir la base des flancs des tours précédant le dernier tour. La paroi péri-ombilicale est peu élevée, fortement inclinée par rapport au plan sagittal et elle descend faiblement vers le centre de l'ombilic ; elle se raccorde aux flancs par un coude arrondi peu marqué qui devient de plus en plus discret au cours de la croissance. La ligne de suture n'est pas suffisamment visible pour être étudiée.

Description générale complémentaire : les spécimens de petite taille, d'un diamètre inférieur à 8 mm, montrent une région ventrale déjà déprimée et pourvue d'un sillon siphonal lisse. Sur les flancs la costulation ne

s'exprime que sur le tiers ou le quart externe et consiste en renflements costuliformes plus ou moins allongés. Ces côtes juvéniles sont projetées en avant sur la région ventrale et se correspondent de part et d'autre de la région siphonale. L'ombilic est faiblement ouvert et il laisse voir la partie inférieure des flancs des tours précédents.

À un âge plus avancé, vers 10 mm de diamètre, la costulation s'étend sur les flancs et il existe souvent une alternance de côtes simples, longues et courtes. En passant sur le ventre, la vigueur des côtes s'accroît et, sur certains spécimens, ces côtes peuvent devenir sub tuberculiformes.

Au stade sénile la costulation devient plus mousse ; les côtes des deux flancs, très atténuées, se rejoignent alors sur la région siphonale. Corrélativement, le sillon siphonal est moins bien délimité et il ondule légèrement dans le sens longitudinal.

Le mode de conservation des spécimens étudiés ne permet pas de décrire la ligne de suture dans le détail. Il est seulement possible de discerner sur le spécimen 414006 une première selle latérale et un lobe latéral très larges occupant plus de la moitié de la hauteur du tour correspondant.

Mensurations

N°	D	H	E	NE	O	100 E/H	100 O/H
414004	15,9	7,8	4,6	13	2,5	59	32
414005	23	10,7	6,2	15	4,3	57,9	40,2
414006	22	10,4	6,5	17	4,2	62,5	40,4
414007	29,4	14,1	9,3	13	5,2	66	36,9
414008	24,9	12	7	14	4,7	58,3	39,2
414010	21,5	10,9	5,7	20	4,1	52,3	37,6
414085	23,4	12,6	6,8	21	3,4	54	27
414133	15,2	8,5	5,1	17	1,5	60	17,6
414324	29,3	14,7	8,1	19	4,8	55,1	32,6
414703	27	13,6	8	14	4,3	58,8	31,6
414129	27,3	12,3	8	23	4,6	65	37,4
414132	28,2	14,7	8,7	22	5,5	59,2	37,4
414001	30,7	16	10	15	5,3	62,5	33,1
414002	32	15	9,5	22	6,2	63,3	41,3
414130	21,4	10,9	5,6	18	3,1	51,4	28,4
414135	18,5	9,8	5,5	19	2,9	56,1	29,6

Variabilité intraspécifique : le nombre de côtes externes par demi-tour de spire est assez peu variable, comparé à celui de l'espèce mère *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841). La taille relative de l'ombilic varie assez fortement ; une ouverture récente de l'ombilic, lors de la filiation *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841) – *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995, pourrait en être la cause. La plupart des spécimens étudiés représentent les morphotypes gracile et médian ; un seul spécimen peut être attribué au morphotype plat et aucun au morphotype robuste.

Nous avons observé une particularité ornementale qui se réalise sur de nombreux spécimens et que nous décrivons : sur le rebord ombilical naît une côte longue de direction proverse ; elle bifurque ensuite dans le quart interne des flancs et donne deux côtes qui divergent jusqu'au ventre. Entre ces deux côtes longues, vers la moitié des flancs, ou en position plus interne, naît une côte courte fixée ou non à la côte la plus antérieure et qui devient rapidement semblable aux deux côtes longues.

Affinités et différences : par ses caractères morphologiques cette espèce se classe dans le genre *Coronites* HYATT, 1903. Le spécimen figuré par Heinz [1886] sous le nom de *Ammonites gildon* (COQUAND) est également très proche des individus de la population récoltée au Clos de Barral ; la description originale de l'espèce *Ammonites gildon* (COQUAND, 1880) n'est pas du tout en accord avec cette figuration et ce spécimen figuré par C. Heinz n'appartient donc pas à l'espèce de H. Coquand. La différence essentielle entre le spécimen figuré par C. Heinz et les spécimens de *Coronites darsi* (VERMEULEN, 1994) que nous avons étudiés, se caractérise, sur l'individu du Djebel Ouach, par un développement plus marqué des renflements subtuberculiformes latéro-ventraux.

Le spécimen figuré par Riedel [1938, Pl. 11, fig. 13-15] sous le nom de *Pulchellia* aff. *fasciata* GERH. est proche de l'espèce décrite ici ; il en diffère surtout par un ombilic plus étroit.

Coronites darsi VERMEULEN, 1994 peut être rapproché de *Coronites ? danremonti* (SAYN, 1890), classée dans le genre *Coronites* HYATT, 1903 par A. Hyatt, au vu des figurations de G. Sayn. La description originale sommaire de *Coronites ? danremonti* (SAYN, 1890) faite par G. Sayn, ainsi que la perte du type original, ne permettent pas de se faire une idée sûre de la position générique de cette espèce. *Coronites ? danremonti* (SAYN, 1890), par sa section très large et son évolution assez grande diffère nettement de *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995.

La description de l'espèce *Heinzia hoplitiformis* (SAYN, 1890), apparemment la plus proche morphologiquement de *Coronites darsi* VERMEULEN, 1994, est entachée de contradictions importantes :

- la région siphonale est décrite lisse et assez large alors que sur la figure originale [Sayn, 1890, Pl II, fig 4] elle est très étroite ;

- l'épaisseur est dite faible alors que le rapport 100 E/H est égal à 87,5 ce qui traduit un port robuste, surtout en ce qui concerne les PULCHELLIIDAE, ou une évolution forte ;

- par rapport aux moulages légèrement défectueux du type de la collection C. Heinz, le dessin de G. Sayn apparaît nettement plus coronatiforme. ce qui peut induire en erreur.

L'espèce de G. Sayn montre en outre les différences essentielles suivantes par rapport à *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995 :

- l'évolution est plus grande chez *Heinzia hoplitiformis* SAYN, 1890 ;

- les côtes sont dans l'ensemble plus rigides et moins proverses ;

- le rapport entre le nombre de côtes et la valeur 100E/H ne s'accorde pas avec les valeurs données par les spécimens de la population du Clos de Barral et par les spécimens conspécifiques des autres gisements. Dans tous les cas, les spécimens à côtes nombreuses ont une section nettement plus comprimée ; le spécimen 414010, par exemple, a un rapport 100 E/H de 52,3 ;

- le spécimen de G. Sayn montre des côtes tronquées en arrivant au bord de la région siphonale alors que, chez *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995, elles s'atténuent progressivement.

À titre d'appui comparatif, malgré le nombre assez réduit de spécimens récoltés à ce jour, la population a été analysée statistiquement par la méthode de l'analyse factorielle des correspondances. Dans chaque diagramme obtenu, le type de G. Sayn, rajouté empiriquement à la population, est constamment rejeté hors du nuage de points représentant la population et il se place, par rapport à l'origine, de l'autre côté sur l'axe factoriel principal. Ce fait est interprété ici comme un argument sérieux de rejet de la similitude des deux espèces.

Nous terminerons cette argumentation en précisant que l'ornementation hoplitiforme se réalise communément aux stades adultes de *Heinzia sayni* HYATT, 1903 et des formes affines.

Origine et devenir : *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995 est issu de *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841).

Coronites darsi VERMEULEN, 1995 est très probablement à l'origine de *Coronites coronatoides* (SAYN, 1890), par l'intermédiaire d'une ou plusieurs espèces dont le taux d'évolution, caractérisé par le rapport 100 E/H, est intermédiaire entre ceux des deux espèces précitées. L'une des espèces intermédiaires pourrait être *Coronites ? danremonti* (SAYN, 1890).

Coronites darsi VERMEULEN, 1995 est une espèce mère potentielle de *Curiolia heinzi* (SAYN, 1890).

CORONITES ? danremonti (SAYN, 1890)

Synonymie

1890 – *Pulchellia danremonti* nov. sp. ; Sayn, p. 33, Pl. II, fig. 3.

Holotype : le spécimen de la collection C. Heinz, décrit et figuré par G. Sayn.

Localité type : Djebel Ouach près Constantine, Algérie.

Strate type : non précisée.

Position stratigraphique : inconnue précisément. Les spécimens pyriteux de la famille des PULCHELLIIDAE figurés à ce jour du Djebel Ouach, indiquent un intervalle stratigraphique s'étendant de la base de la Zone à *Coronites darsi* à la Zone à *Heinzia sayni*. Dans l'hypothèse de l'appartenance de *Coronites* ? *danremonti* (SAYN, 1890) au genre *Coronites* HYATT, 1903, certains caractères morphologiques comme les côtes fines fortement proverses sur le ventre, le sillon ventral bien marqué et l'ombilic bien ouvert, permettent de situer cette espèce entre la SHMA de *Heinzia caicedi* et la base de la Zone à *Heinzia sayni*.

Matériel étudié : le moulage de l'holotype n° A 1100 (= M 7), conservé à la Faculté des Sciences de Lyon.

Mensurations

N°	D	H	E	O	100 E/H	100 O/H
Sayn, p. 33	13,5	6	6	4	100	66,7
Moulage	13,5	6	6,2	4	103,3	66,7

Diagnose : d'après G. Sayn, 1890, modifiée ; espèce à coquille moyennement évolue, à section transversale des tours aussi haute que large. Les flancs sont convexes. Les côtes sont saillantes, espacées et presque toutes bifurquées ; elles ont une direction proverse et sont fortement projetées en avant sur la région latéro-ventrale et sur la région ventrale concave. La région siphonale est lisse. L'ombilic est ouvert. et les tours précédant le dernier tour sont visibles sur la moitié environ de leur hauteur. La ligne de suture a un lobe latéral large.

Remarque : contrairement à l'affirmation de G. Sayn, les côtes ne sont pas « presque toutes bifurquées » puisque des côtes simples, longues et/ou courtes, s'intercalent régulièrement entre ces dernières.

Affinités et différences : l'état défectueux de l'holotype, seul représentant spécifique connu, et la description sommaire de G. Sayn, ne nous permettent pas de situer génériquement cette espèce avec certitude. Les côtes fines atuberculées et projetées fortement vers l'avant dans la région latéro-ventrale, l'ombilic moyennement ouvert et la présence du sillon ventral nous font penser que cette espèce doit appartenir, soit au genre *Coronites* HYATT, 1903, soit au genre *Heinzia* SAYN, 1890. Une appartenance à une autre famille d'ammonites ne peut être exclue.

Origine et devenir : cette espèce doit appartenir par ses caractères morphologiques et, certainement ses liens phylogénétiques, au genre *Coronites* HYATT, 1903. Elle caractériserait alors un stade évolutif intermédiaire entre *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995 et *Coronites coronatoides* SAYN, 1890, tout en étant plus proche de l'espèce de G. Sayn que de la nôtre. Des recherches complémentaires devraient confirmer cette hypothèse.

CORONITES coronatoides (SAYN, 1890)

Pl. 41, fig. 14-17

Synonymie

- 1890b – *Pulchellia coronatiformis* ; Sayn, p. 2.
- 1890c – *Pulchellia coronatoides* nov. sp. ; Sayn, p. 30-31, Pl. II, fig. 1, 2.
- 1974 – *Coronites coronatoides* (SAYN) ; Vermeulen, p. 1472, fig. 1-4.
- non 1994 – *Coronites* aff. *coronatoides* (SAYN) ; Cecca, Pallini *et al.*, Pl. 1, fig. 1.
- ? 1994 – *Coronites* cf. *coronatoides* (SAYN) ; Cecca, Pallini *et al.*, Pl. 1, fig. 2.
- ? 1994 – *Coronites* aff. *hoplitiformis* (SAYN) ; Cecca, Pallini *et al.*, Pl. 1, fig. 3.
- ? 1995 – *Coronites* aff. *hoplitiformis* (SAYN) ; Cecca, Pallini *et al.*, Pl. 2, fig. 5.
- ? 1995 – *Coronites* cf. *coronatoides* (SAYN) ; Cecca, Pallini *et al.*, Pl. 2, fig. 6.
- non 1995 – *Coronites* aff. *coronatoides* (SAYN) ; Cecca, Pallini *et al.*, Pl. 2, fig. 7.

Holotype : la description originale de G. Sayn est basée sur l'observation de plusieurs spécimens ; cette description, et les figurations correspondantes, montrent que cet auteur considère comme type le spécimen figuré planche II, figure 1, de la collection C. Heinz, dont un moulage (n° 14331) est conservé à la Faculté des Sciences de Lyon.

Syntype : le spécimen figuré par G. Sayn, Planche II, figure 2.

Dénomination : pour l'aspect coronatiforme de la coquille.

Localité type : Djebel Ouach, province de Constantine, Algérie.

Strate type : non précisée.

Position stratigraphique : très probablement dans la partie inférieure de la Zone à *Heinzia sayni*.

Matériel étudié : le moulage de l'holotype n° 14331 ; le spécimen n° 14151 (syntype) et son moulage n° A. 1099 = M151 dans notre collection ; le moulage n° A. 1105 = M 5 d'un spécimen affine, récolté au Chabet Elbiade, Algérie, de la collection Dareste ; le spécimen topotypique de la collection du C.E.R.P.A.B.

Diagnose : espèce à coquille très évolue, à section trapue plus large que haute. Flancs arrondis, sub-anguleux chez le jeune. Côtes espacées, tuberculées et bifurquées chez le jeune puis simplement bifurquées et ensuite simples à un stade plus âgé. Toutes les côtes sont très fortement proverses sur le ventre et tendent vers une

direction longitudinale qu'elles atteignent, voire dépassent, en s'interrompant aux abords du sillon siphonal. Ce sillon est étroit, assez profond et lisse longitudinalement. Les tubercules latéraux sont très vigoureux chez le jeune et ils disparaissent rapidement au cours de la croissance. L'ombilic en entonnoir est large et profond ; il laisse voir les tours précédents sur environ les deux tiers de leur hauteur.

Mensurations

N°	D	H	E	0	NT	NT0	100 E/H	100 O/H
Holotype								
G. Sayn	17	6	7	7	/	/	116,7	116,7
14331	16,5	6	6,8	6	25	17	113,3	100
Syntype								
G. Sayn	15	5,5	6,5	5	/	/	118,2	90,9
14151	14,5	5,5	7	5	23	15	127,3	90,9

Description : syntype n° 14151, moulage n° M 151 ; spécimen pyritisé de très petite taille, observable sur le dernier tour de spire et, dans l'ombilic, sur plus de la moitié interne des flancs du tour précédent. La coquille est très évolutive et la section transversale des tours est plus large que haute.

Dans l'ombilic, l'avant dernier tour montre environ les deux tiers internes des flancs très pentus, qui réalisent ainsi une dépression en forme d'entonnoir. Sur cette partie interne des flancs s'expriment des côtes rigides, peu vigoureuses et bien espacées qui semblent naître sur la suture ombilicale ; un peu avant cette suture, les côtes se renforcent pour former un tubercule latéral proéminent et épineux. Dans la partie la plus jeune de l'avant dernier tour, ces tubercules latéraux sont accolés à la suture ombilicale, puis, vers la fin de l'avant dernier tour, la suture ombilicale s'en éloigne progressivement mais faiblement vers l'extérieur, marquant ainsi une augmentation de la taille relative de l'ombilic.

Sur la moitié la plus jeune du dernier tour, les côtes internes, rigides et espacées, naissent sur la suture ombilicale, ou peut-être avant, et se dirigent vers le tiers médian des flancs, partie la plus élevée, où certaines d'entre elles forment un tubercule latéral vigoureux. Quelques tubercules sont plus proéminents que les autres. Sur la partie externe des flancs, les côtes s'incurvent progressivement vers l'avant et, aux abords du sillon siphonal, elles ont une direction longitudinale.

Sur le dernier demi-tour, la tuberculation latérale s'atténue assez rapidement, puis elle disparaît et les flancs deviennent ainsi plus régulièrement arrondis. Corrélativement, les bifurcations des côtes disparaissent et des côtes courtes peuvent s'intercaler entre les côtes longues. Ce mode ornemental est fugace et, rapidement, la costulation ne s'exprime plus que par des côtes simples, espacées et faiblement sigmoïdes. Sur la partie externe des flancs, toutes les côtes s'incurvent

progressivement vers l'avant. Aux abords du sillon siphonal, elles prennent une direction longitudinale puis s'incurvent encore un peu en s'éloignant donc du plan sagittal. Les retombées ventrales des côtes rejoignent la côte située en avant d'elle ; ces terminaisons costales forment ainsi, de part et d'autre du sillon siphonal, deux lignes longitudinales festonnées, de vigueur variable, qui le bordent. Avec l'âge, ce sillon devient un peu plus large et profond. Le bord des côtes bordant le sillon, corrélativement à son approfondissement, devient de plus en plus abrupt. À tous les stades ontogéniques observés, les sillons intercostaux rejoignent les bords du sillon siphonal en étant bien plus étroits et moins profonds que sur les flancs.

La ligne de suture n'est pas observée.

Variabilité intraspécifique : la variabilité intraspécifique se manifeste essentiellement par une plus faible épaisseur relative de la section transversale des tours, par une plus ou moins grande régularité de la distribution et de la vigueur des tubercules latéraux et aussi par des bifurcations plus ou moins fréquentes des côtes à partir des tubercules latéraux, ou de leur point équivalent, dans le tiers médian des flancs. Elle se manifeste aussi par un relief plus ou moins marqué et une incurvation plus ou moins forte des côtes ventrales bordant le sillon siphonal.

Affinités et différences : *Coronites coronatoides* (SAYN, 1890) semble proche de *Coronites ? danremonti* (SAYN, 1890) ; il en diffère par une largeur relative plus forte de la section transversale des tours et, corrélativement, par un ombilic plus ouvert. Il en diffère aussi par des côtes plus vigoureuses, fortement tuberculées latéralement chez les individus jeunes.

Coronites coronatoides (SAYN, 1890) est proche de *Curiolia garroni* VERMEULEN, 1998, par sa section transversale des tours plus large que haute, par ses côtes peu larges et espacées, très proverses sur la partie externe de la coquille et par son ombilic large en forme d'entonnoir. Il en diffère par ses tubercules latéraux très vigoureux au stade juvénile, par l'absence de tubercules latéro-ventraux épineux, par ses côtes non réunies sur des tubercules latéro-ventraux et par son ombilic un peu moins ouvert. Il en diffère aussi par une section transversale des tours arrondie et non sub-quadratique, par des flancs beaucoup plus convexes, par des côtes moins fortement concaves vers l'avant sur les flancs et par un ventre plus étroit.

Origine et devenir : Par sa position stratigraphique et son ornementation, *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995 s'affirme comme l'ancêtre de *Coronites coronatoides* (SAYN, 1890) qui a peut-être comme espèce mère *Coronites danremonti* (SAYN, 1890), comme nous en avons émis l'hypothèse dans la description précédente.

Par l'ouverture très importante de son ombilic, *Coronites coronatoides* (SAYN, 1890) constitue l'étape évolutive ultime du genre *Coronites* HYATT, 1903.

3.3. Genre *MEMMIELLA* VERMEULEN, 1999

Générotype : *Memmiella crevolai* VERMEULEN, 1999.

Dénomination : genre dédié à Lucia Memmi, Salammbô, Tunisie.

Diagnose : le genre *Memmiella* VERMEULEN, 1999 correspond à une lignée particulière dont les espèces possèdent une costulation rappelant celle d'autres espèces des genres *Nicklesia* HYATT, 1903 et *Heinzia* SAYN, 1890, mais dont la tuberculation latéro-externe est structuralement intermédiaire entre celle des espèces anciennes du genre *Heinzia* SAYN, 1890, *Heinzia communis* (BÜRL, 1956) par exemple, et celle des espèces primitives du genre *Curliolia* VERMEULEN, 1999, *Curliolia heinzi* SAYN, 1890 par exemple.

Les coquilles sont faiblement évoluées à évoluées et à section transversale des tours variable en fonction de leur évolution. Les côtes naissent à la base des flancs et présentent un maximum de relief dans le tiers médian des flancs ; elles sont larges et, chez les individus évolués, elles peuvent porter de vigoureux tubercules latéraux. L'agencement des côtes se fait préférentiellement en côtes simples. Toutes les côtes portent, dans la région latéro-externe, un vigoureux tubercule latéro-ventral sub-losangique, de terminaison antérieure à tendance virguliforme, limité dans ses bords interne et antérieur par une ligne en relief, oblique, mousse, qui, chez les individus de fin de lignée peut s'exprimer préférentiellement sous forme d'arête interne. Sur le ventre, étroit, les retombées ventrales des tubercules sont abruptes et délimitent, sur les côtes, un sillon siphonal étroit et à peu près aussi profond que les sillons intercostaux.

Selon les espèces, l'ombilic est plus ou moins ouvert. La paroi péri-ombilicale est abrupte.

La ligne de suture n'est pas observable sur les spécimens étudiés.

Contenu spécifique : dans le genre *Memmiella* VERMEULEN, 1999, nous classons *Memmiella crevolai* VERMEULEN, 1999, ainsi que *Memmiella subcaicedi* (SAYN, 1890) dans l'attente de sa révision paléontologique.

Origine et devenir : l'absence de l'arête ventrale sur les tubercules latéro-ventraux et l'arête interne très arrondie excluent une origine à partir du genre *Pulchellia* UHLIG, 1882.

Les caractères ornementaux des tubercules latéro-ventraux montrent que les formes primitives du genre, *Memmiella* VERMEULEN, 1999, peuvent s'individualiser selon l'un de ces trois processus :

– réalisation des formes primitives à partir d'une population intermédiaire entre *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841) et *Heinzia communis* (BÜRL, 1956) ;

– réalisation des formes primitives à partir de *Heinzia communis* (BÜRL, 1956) ;

– réalisation des formes primitives à partir d'une population tardive affine à *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841).

L'existence d'une arête interne mousse sur les tubercules latéro-ventraux montre que l'individualisation du genre *Memmiella* VERMEULEN, 1999 se réalise certainement à un moment proche de la filiation *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841) – *Heinzia communis* (BÜRL, 1956) et, dans l'attente de données complémentaires, nous retiendrons cette dernière hypothèse.

Le genre *Memmiella* VERMEULEN, 1999 est une souche potentielle du genre *Curliolia* VERMEULEN, 1999.

Répartition stratigraphique : la première espèce connue du genre *Memmiella* VERMEULEN, 1999, *Memmiella crevolai* VERMEULEN, 1999, apparaît à la base de la Zone à *Coronites darsi*. *Memmiella subcaicedi* (SAYN, 1890) apparaît puis disparaît dans la partie inférieure de la Zone à *Heinzia sayni* ; un spécimen évolué, affine à *Memmiella subcaicedi* (SAYN, 1890) a été récolté avec *Ancyloceras vandenheckii* ASTIER, 1851.

Affinités et différences : le genre *Memmiella* VERMEULEN, 1999 est très proche du genre *Curliolia* VERMEULEN, 1999 et il en est peut-être la souche. Il en diffère par une apparition légèrement antérieure, par des espèces à côtes plus larges et à tubercules latéro-ventraux plus massifs, sub-losangiques, bien exprimées au stade juvénile costulé et au début du stade adulte, et qui possèdent sur ces tubercules des arêtes internes et antérieures mousses.

MEMMIELLA crevolai VERMEULEN, 1999

Pl. 41, fig. 3, 4, 6-8

Synonymie

1999 – *Memmiella crevolai* sp. nov. ; Vermeulen, p. 464-466, Pl. 3, fig. 12-15.

Holotype : l'holotype est le spécimen n° 414009, de notre collection [Vermeulen, 1999].

Dénomination : cette espèce est dédiée à Gilbert Crévola, de l'université de Bordeaux.

Localité type : le Clos de Barral près La Bastide, Var, coupe n° 831.

Strate type : la strate type est le banc n° 141/831, base de la Zone à *Coronites darsi*, coupe n° 831, Le Clos de Barral, dans lequel a été récolté l'holotype.

Répartition stratigraphique : cette espèce n'est connue que dans la partie basale de la Zone à *Coronites darsi*.

Matériel étudié : l'holotype n° 414009 et les spécimens n° 414270 et n° 414003 récoltés dans le banc n° 141/831 de la coupe n° 831 du Clos de Barral.

Mensurations

N°	D	H	E	O	NE	100 E/H	100 O/H
414003	/	14	8,9	3,7	13*	63,6	26,4
414009	21,3	11	8,3	2,9	10	75,4	26,4
414270	35,8	18,7	14,4	5,9	10	77	31,5

Diagnose : espèce moyennement involute ornée de côtes larges qui naissent à la base des flancs et qui s'élargissent régulièrement jusqu'à la région latéro-externe ; leur relief diminue juste avant qu'elles atteignent les tubercules latéro-ventraux. Ces tubercules, de contour plus ou moins sub-losangique, parfois très vigoureux, s'élèvent rapidement du côté interne et y forment un coude brusque allongé dans le sens longitudinal ; ce coude, à un stade plus âgé, peut prendre l'aspect d'une arête interne mousse [Vermeulen, 1980a]. Sur ces tubercules, en position sommitale, une ligne mousse part de l'arrière du coude interne et se dirige vers la région siphonale ; elle s'arrête au contact du sillon siphonal et des sillons intercostaux. Les retombées ventrales des tubercules sont très abruptes et limitées par la ligne mousse sommitale et le sillon siphonal. Le sillon siphonal est étroit et sa profondeur s'atténue au niveau des sillons intercostaux. L'ombilic est réduit. La paroi péri-ombilicale abrupte se raccorde progressivement avec le reste des flancs.

Description : holotype, n° 414009 ; spécimen moyennement involute, à section transversale des tours plus haute que large, observable à partir d'une hauteur de tour de 6,8 mm qui correspond au début du dernier demi-tour.

Jusqu'à 9,2 mm de hauteur de tour, la costulation est constituée de six côtes simples, larges, qui naissent à la base des flancs au sortir de la paroi péri-ombilicale et qui, jusqu'à la région latéro-externe, s'élargissent régulièrement. Ces côtes sont séparées par des sillons intercostaux larges et assez profonds. Juste avant d'atteindre les tubercules latéro-ventraux les côtes deviennent moins vigoureuses mais elles restent toujours larges. Les tubercules latéro-ventraux très vigoureux, de contour sub-losangique, s'élèvent rapidement du côté interne et y forment un coude, allongé dans le sens longitudinal ; une ligne mousse, de relief sommital, part de l'arrière de ce coude interne et se dirige, obliquement par rapport au sens longitudinal, vers la région siphonale où elle disparaît au contact du sillon siphonal et des sillons intercostaux. Les tubercules latéro-externes sont ainsi projetés et effilés vers l'avant. Les retombées ventrales des tubercules latéro-ventraux sont très abruptes et limitées latéralement par la ligne mousse sommitale et par le sillon siphonal ; elles se raccordent progressivement avec les

retombées postérieures de ces mêmes tubercules. Le sillon siphonal est étroit et sa profondeur est à peu près celle des sillons intercostaux. La paroi péri-ombilicale abrupte se raccorde progressivement avec le reste des flancs.

Au-delà de 9,2 mm de hauteur de tour, les caractères décrits ci-avant restent les mêmes, à l'exception de l'apparition d'une tendance nette à la bifurcation des côtes. Les points de bifurcations, très peu proéminents, sont situés à la base des flancs, juste après le raccord de la paroi péri-ombilicale avec le reste des flancs.

La ligne de suture n'est pas visible.

Variabilité intraspécifique : le spécimen n° 414003 a été récolté dans le même banc que l'holotype ; son port plus gracile est caractérisé par un nombre de côtes plus élevé et un rapport 100 E/H plus faible. La ligne sommitale mousse des tubercules latéro-ventraux, qui résulte probablement de la non individualisation des arêtes postérieure et ventrale, peut être plus ou moins marquée.

Affinités et différences : sur les flancs, les côtes de *Memmiella crevolai* VERMEULEN, 1999 sont assez semblables à celles de *Heinzia communis* BÜRL, 1956 ; notre espèce diffère de l'espèce créée par H. Bürgl par son ombilic ouvert et par ses tubercules latéro-ventraux dont la ligne sommitale est oblique par rapport au sens longitudinal. Le sillon siphonal de *Memmiella crevolai* VERMEULEN, 1999 est plus étroit et plus profond que la dépression ventrale de *Heinzia communis* BÜRL, 1956.

Le morphotype gracile de *Memmiella crevolai* VERMEULEN, 1999 présente des ressemblances morphologiques avec *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995. Il s'en distingue par des côtes moins vigoureuses et plus larges, par des tubercules latéro-ventraux bien exprimés chez l'adulte et par une involution un peu plus forte.

Origine et devenir : l'origine précise de *Memmiella crevolai* VERMEULEN, 1999 est inconnue. *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841) en est, à coup sûr, une espèce ancestrale.

Memmiella crevolai VERMEULEN, 1999 est l'espèce mère d'individus plus tardifs, de la Zone à *Heinzia sayni*, qui ressemblent aux espèces du genre *Heinzia* SAYN, 1890 mais qui possèdent des tubercules latéro-externes où les arêtes postérieure et ventrale ne sont pas différenciées ; dans l'attente d'un nombre de spécimens plus important, et donc de données complémentaires, nous les nommons *Memmiella* aff. *subcaicedi* SAYN, 1890.

MEMMIELLA subcaicedi SAYN, 1890

Synonymie

1890 – *Pulchellia subcaicedi* nov. sp. ; Sayn, p. 33, 34, Pl. 3, fig. 6 a, b.

Holotype : l'holotype est le spécimen de la collection C. Heinz, décrit et figuré par G. Sayn.

Dénomination : d'après Sayn [1890, p. 34] pour sa ressemblance avec *Heinzia caicedi* KARSTEN, 1856.

Localité type : Djebel Ouach près Constantine, Algérie.

Strate type : non précisée à l'origine.

Répartition stratigraphique : cette espèce est probablement cantonnée dans la partie inférieure de la Zone à *Heinzia sayni*.

Mensurations (en partie d'après G. Sayn)

N°	D	H	E	O	NE	100 E/H	100 O/H
Holotype	13	6	7	3	8*	116,7	50

Diagnose : dans l'attente d'une meilleure connaissance de cette espèce, la description de G. Sayn, *pro parte*, peut servir de diagnose : l'ornementation consiste en grosses côtes espacées dont la plupart sont bifurquées vers le milieu des flancs ; toutes portent, à la hauteur du point de bifurcation, une nodosité plus accentuée sur les côtes bifurquées que sur celles qui ne le sont pas ; ces côtes sont ensuite atténuées vers le tiers externe des flancs et se terminent au bord de la région siphonale par un renflement en forme de tubercule tronqué, dont l'extrémité, simplement obtuse, ne montre pas de canaliculation.

L'interruption siphonale est assez large, l'ouverture presque carrée, les flancs un peu aplatis, l'ombilic relativement large.

La ligne de suture est peu découpée.

Affinités et différences : la description et les figurations originales, ainsi que les données de terrain dont nous disposons, ne permettent pas de classer en toute certitude cette espèce dans le genre *Memmiella* VERMEULEN, 1999. En particulier, G. Sayn ne mentionne pas les arêtes internes mousses caractéristiques, présentes chez *Memmiella crevolai* VERMEULEN, 1999. Le classement de cette espèce dans le genre *Curliolia* VERMEULEN, 1999 est donc aussi possible, malgré la présence de côtes nettement pulchelliennes. Cependant, certains caractères ornementaux, comme les côtes larges et bifurquées nous font penser que cette espèce doit être classée dans le genre *Memmiella* VERMEULEN, 1999. Un spécimen affine, très proche par son ornementation de la description originale, et possédant des arêtes internes mousses sur les tubercules latéro-ventraux, a été récolté dans un banc de la Zone à *Heinzia sayni*, avec *Ancyloceras vandenheckii* ASTIER, 1851.

Origine et devenir : *Memmiella subcaicedi* SAYN, 1890 est probablement issue de *Memmiella crevolai* VERMEULEN, 1999 ; elle n'a certainement pas d'espèce fille.

3.4. Genre *CURIOLA* VERMEULEN, 1999 *nom. correct. pro CURIOLITES* VERMEULEN, 1995

Le sous-genre *Curliolites* VERMEULEN, 1995 a été élevé au rang de genre ultérieurement [Vermeulen 1997a] puis renommé *Curliolia* VERMEULEN, 1999. Il correspond à une direction évolutive proche de celle du genre *Coronites* HYATT, 1903 et de celle du genre *Memmiella* VERMEULEN, 1999.

Générotypage : l'espèce type est *Curliolia heinzi* (SAYN, 1890).

Dénomination : ce genre est dédié à Henri Curliol, de Villate près Séranon, Alpes-Maritimes [Vermeulen, 1995 a].

Diagnose : genre composé d'espèces de petite taille, à coquilles moyennement à fortement évolutées et à sections transversales des tours plus hautes que larges chez les espèces les plus anciennes du genre, ou plus large que haute chez certaines espèces plus récentes et fortement évolutées. Les côtes sont généralement simples, plus ou moins flexueuses, parfois concaves vers l'avant ; elles portent dans la région latéro-ventrale des tubercules vigoureux en forme de gouttes ou d'épines virgulées. Ces tubercules latéro-ventraux délimitent longitudinalement une région ventrale concave, creusée par un sillon siphonal qui est bordé par les retombées ventrales incurvées des côtes. L'ombilic est plus ou moins ouvert et la paroi péri-ombilicale est peu élevée, notamment chez les espèces évolutées.

La ligne de suture n'a pas été étudiée.

Contenu spécifique : ce genre est constitué d'espèces ornées de tubercules latéro-ventraux, en forme de gouttes ou d'épines, virgulées, et distribués régulièrement. Il comprend les espèces *Curliolia heinzi* (SAYN, 1890), *Curliolia garroni* VERMEULEN, 1998 et *Curliolia salomoni* sp. nov.

Origine et devenir : l'existence d'un lien phylétique direct a été proposée, entre les genres *Coronites* HYATT, 1903 et *Curliolia* VERMEULEN, 1999 ; l'évolution relative à cette parenté serait caractérisée par une diminution de la taille moyenne adulte des espèces, par un pincement prononcé des côtes, par une ouverture plus grande de l'ombilic et par l'acquisition de tubercules latéro-ventraux virgulés, en forme de gouttes ou d'épines.

Le genre *Memmiella* VERMEULEN, 1999 pourrait aussi prétendre à cette parenté. Dans ce cas, l'évolution serait caractérisée par un pincement marqué des côtes et par la disparition, sur les tubercules latéro-ventraux, de l'arête mousse interne, notamment au stade jeune costulé [Vermeulen, 1999 a, p. 465]. Des recherches complémentaires sont donc nécessaires pour déterminer avec certitude l'origine précise du genre *Curliolia* VERMEULEN, 1999.

Répartition stratigraphique : *Curiolia heinzi* (SAYN, 1890), espèce la plus ancienne du genre, apparaît dans la partie basale de la Zone à *Coronites darsi*, au sommet de la SHA de *Coronites darsi*. Les *Curiolia* à coquilles très évolutives sont assez fréquentes dans la partie inférieure de la Zone à *Heinzia sayni*, notamment dans l'Horizon à *Ancyloceras vandenheckii*. Nous n'en avons jamais trouvé dans la partie supérieure de cette zone.

Affinités et différences : les espèces du genre *Curiolia* VERMEULEN, 1999 ont une répartition stratigraphique globale semblable à celle des espèces du genre *Coronites* HYATT, 1903. Les espèces du genre *Curiolia* VERMEULEN, 1999 diffèrent de celles du genre *Coronites* HYATT, 1903 par leurs côtes très vigoureuses sur la partie moyenne des flancs et souvent atténuées très fortement entre cette région et la région latéro-ventrale. Elles en diffèrent également par des côtes ornées, dans la région latéro-ventrale, de tubercules très vigoureux, en forme de gouttes ou d'épines virgulées.

Les espèces du genre *Curiolia* VERMEULEN, 1999 diffèrent de celles du genre *Memmiella* VERMEULEN, 1999 par leurs côtes plus étroites, ainsi que par l'absence sur les tubercules latéro-ventraux, des arêtes internes et antérieures mousses ou bien exprimées.

CURIOLIA heinzi (SAYN, 1890)

Pl. 41, fig. 5, 9-11

Synonymie

- 1886 – *Am. Heinzi* ; Heinz, Pl. I, fig. 9.
 1890 – *Pulchellia Heinzi* Coquand in Heinz ; Sayn, p. 29, 30, Pl. II, fig. 5.
 1912 – *Pulchellia (Heinzia) numidica* nov. sp. ; Joleaud, p. 131, Pl. I bis, fig. 46.
 ? 1966 – *Pulchellia heinzi* (Coquand) ; Breskovski, p. 108, Pl. V, fig. 5.
 ? 1967 – *Pulchellia heinzi* (Coq.) ; Dimitrova, p. 166, Pl. LXXX, fig. 6.
 1995a – *Coronites (Curiolites)* aff. *heinzi* (Coquand) in SAYN ; Vermeulen, Pl. 2, fig. 9.
 1997a – *Curiolites* aff. *heinzi* (SAYN) ; Vermeulen, Pl. 3, fig. 12.

Holotype : l'holotype est le spécimen de la collection C. Heinz (probablement perdu), décrit et figuré par G. Sayn [1890, Pl. II, fig. 5].

Dénomination : cette espèce est dédiée à C. Heinz.

Localité type : Djebel-Ouach près Constantine, Algérie.

Strate type : non précisée à l'origine. Nous désignons comme strate type, le banc n° 142a/831 de la coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var.

Répartition stratigraphique : les premiers individus de *Curiolia heinzi* (SAYN, 1890), très rares, apparaissent dans la coupe n° 831 au toit du banc n° 141/831. La phase acméique locale se situe dans cette coupe dans le banc n° 142a/831.

Matériel étudié : le spécimen n° 414134 du banc n° 141/831, les spécimens n° 414083, 414137 et 414605, du banc n° 142a/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var ; le spécimen n° 414131 du ruisseau des Condamines près Comps-sur-Artuby, Var.

Mensurations

N°	D	H	E	O	NE	100 E/H	100 O/H
holotype	13	5	4	2	/	80	40
414083	19,1	9,8	6,6	4	12	67,3	40,8
414137	22,9	11,5	6,8	5,7	10	59,1	49,6
414131	26,8	12,5	8,8	5,6	14	70,4	44,8

Diagnose : espèce à coquilles moyennement évolutives laissant voir dans l'ombilic le tiers inférieur des flancs des tours plus jeunes. La section transversale des tours est plus haute que large.

Les côtes, qui apparaissent très tôt, sont pincées et espacées ; elles naissent à la base des flancs et ont une direction radiale à légèrement proverse. Ces côtes augmentent rapidement en hauteur et sont très proéminentes sur le tiers médian des flancs. Sur le tiers externe des flancs elles diminuent de hauteur, s'estompent, ou parfois s'effacent, puis se surélèvent ensuite brusquement pour former, dans la région latéro-ventrale, un tubercule noduleux dont le bord interne est abrupt ; les retombées ventrales s'étirent sur le ventre en prenant une direction proverse de plus en plus accentuée, jusqu'à acquérir une direction sub-longitudinale contre le bord d'un sillon siphonal étroit et à peine plus profond que les sillons intercostaux. Au stade adulte (spécimen n° 414131) la costulation est flexueuse et ressemble à celle des *Coronites*, avec cependant des côtes moins larges, plus hautes et ornées de tubercules latéro-externes bien plus vigoureux.

L'ombilic peu profond est bordé par une paroi péri-ombilicale très peu haute, abrupte ou très inclinée, parfois indistincte, qui se raccorde avec le reste des flancs par un coude arrondi plus ou moins large.

Description : spécimen n° 414605 ; spécimen moyennement évolutive, encore partiellement engagé dans la gangue.

Sur la presque totalité du dernier tour, sauf près de l'ouverture, les côtes sont presque droites, fortes, espacées, saillantes et simples ; elles naissent sur la paroi péri-ombilicale et prennent une direction radiale. Dès la base des flancs, elles augmentent rapidement en hauteur et elles deviennent très proéminentes sur le tiers médian des flancs. Sur le tiers externe des flancs ces

côtes diminuent rapidement de hauteur, notamment sur les trois-quarts les plus jeunes du dernier tour, s'estompent, puis se surélèvent brusquement pour former, dans la région latéro-ventrale, un tubercule noduleux dont le bord interne est très pentu à abrupt. Les retombées ventrales de ces tubercules s'étirent sur le ventre en prenant une direction proverse et en s'incurvant. Les tubercules latéro-ventraux prennent ainsi l'aspect de gouttes virgulées, rendues assez mal visibles par le dégagement partiel du spécimen. Ces retombées ventrales bordent un sillon siphonal en grande partie masqué par la gangue. L'ombilic peu profond est entouré d'une paroi péri-ombilicale très peu haute et abrupte qui se raccorde avec le reste des flancs par un coude arrondi large et à peine marqué.

Sur le dernier quart du dernier tour, les côtes sont plus flexueuses et de direction faiblement proverse ; elles sont toujours très vigoureuses sur le tiers médian des flancs, mais s'atténuent très peu sur le tiers externe. Les limites des tubercules latéro-ventraux sont un peu plus mousses mais ils gardent leur forme de goutte virgulée.

La paroi péri-ombilicale n'est plus distinguable d'avec la partie inférieure des flancs qui, très pentue, semble s'arrêter à la suture ombilicale.

Le sillon siphonal est toujours bien marqué et il est généralement lisse longitudinalement. Il peut parfois être très faiblement ondulé longitudinalement, notamment aux stades adultes.

La ligne de suture n'est pas observable.

Variabilité intraspécifique : cette variabilité semble peu importante à cause du petit nombre de spécimens étudiés. Les tubercules latéro-ventraux sont plus ou moins noduleux et les retombées ventrales sont plus ou moins allongées le long du sillon siphonal.

Affinités et différences : par son ornementation, cette espèce ne correspond pas à celle décrite sous le même nom par H. Coquand ; nous l'attribuons donc à G. Sayn, qui est le premier auteur à l'avoir décrite et figurée.

Curiolia heinzi (SAYN, 1890) est proche de *Memmiella crevolai* VERMEULEN, 1999, par ses tubercules latéro-ventraux vigoureux et son sillon siphonal profond. Elle en diffère par des côtes plus étroites, plus espacées et plus saillantes et par l'ouverture plus grande de son ombilic ; elle en diffère aussi par ses tubercules latéro-ventraux moins gros, plus arrondis et plus étirés et incurvés dans leurs retombées ventrales.

Curiolia heinzi (SAYN, 1890) diffère de *Curiolia garroni* VERMEULEN, 1999, par son ombilic plus petit et par ses tubercules latéro-ventraux non épineux ; elle en diffère aussi par un sillon siphonal moins profond et moins bien délimité par les retombées ventrales. Au stade adulte, *Curiolia heinzi* (SAYN, 1890) a une ornementation qui se rapproche de celle des *Coronites* primitifs. Les côtes de *Curiolia heinzi* (SAYN, 1890) sont plus étroites, plus saillantes, et ornées de tubercules bien plus vigoureux que celles de ces *Coronites*.

Curiolia heinzi (SAYN, 1890) diffère de *Curiolia salomoni* sp. nov. par son ombilic moins ouvert et peut-être par une taille adulte moyenne plus petite. Les tubercules latéro-ventraux de *Curiolia heinzi* (SAYN, 1890) ne possèdent pas les proéminences internes des tubercules latéro-ventraux de *Curiolia salomoni* sp. nov. ; cette différence n'est peut-être due qu'au fait que le stade adulte de *Curiolia heinzi* (SAYN, 1890) n'est pas encore connu.

Origine et devenir : au rang spécifique, l'origine de *Curiolia heinzi* (SAYN, 1890) n'est pas connue précisément ; *Memmiella crevolai* VERMEULEN, 1999 et *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995 peuvent prétendre au statut d'espèce mère.

Curiolia heinzi (SAYN, 1890) est à l'origine d'une espèce plus évoluée, d'ornementation semblable, que nous nommons *Curiolia salomoni* sp. nov.

CURIOLIA garroni (VERMEULEN, 1997)

Pl. 41, fig. 12, 13

Synonymie

1997a – *Curiolites garroni* VERMEULEN nov. sp. ; Vermeulen, p. 103.

1998a – *Curiolites garroni* VERMEULEN, 1996 ; Vermeulen, p. 88, 89, Pl. 3, fig. 10, 11.

Holotype : le moulage du spécimen n° M141 (ex 414141), collection Vermeulen. L'holotype original n° FSL 64312, est conservé dans la collection Daresté à la Faculté des Sciences de Lyon.

Dénomination : espèce dédiée à Marie-Jo et René Garron qui m'ont aidé dans mes recherches.

Localité type : Bou Hamdane, Algérie.

Position stratigraphique : des fragments rapportables à l'espèce ont été trouvés associés à *Heinzia sayni* HYATT, 1903 dans des niveaux condensés de la région niçoise.

Matériel étudié : l'holotype n° FSL 64312 de Bou Hamdane, Algérie, collection Daresté, son moulage n° M141, collection J. Vermeulen, et des fragments non numérotés des environs de Nice.

Mensurations

N°	D	H	E	O	N	100 H/D	100 E/H	100 O/H
M141	15,8	5,5	6,5	6,5	10	34,8	118,2	118,2

Diagnose : d'après J. Vermeulen, 1998 a, modifiée ; espèce à coquille très évoluée et à section transversale des tours sub-quadratique, plus large que haute chez les spécimens typiques. Flancs convexes, se reliant au niveau des tubercules latéro-ventraux à un ventre large

et concave. Les côtes, très espacées, étroites et arquées, se rejoignent parfois au niveau des tubercules latéro-ventraux. Les tubercules latéro-ventraux sont épineux et virgulés. Le ventre est orné d'un profond sillon limité par les retombées ventrales. L'ombilic est large à très large et il est assez peu profond.

Description : moulage de l'holotype n° M141 ; spécimen observable sur tout le dernier tour, à l'exception de la partie ventrale du quart de tour le plus jeune. Dans l'ombilic, les tours jeunes sont visibles sur environ les deux tiers de leur hauteur. Ces tours jeunes portent des côtes simples, rectilignes et espacées, d'orientation sub-radiale, qui s'élèvent progressivement pour former, vers la mi-flanc, juste avant la suture ombilicale, des tubercules latéraux épineux.

Sur les deux premiers tiers du dernier tour, les côtes naissent sur, ou près, de la suture ombilicale et elles deviennent rapidement incurvées et concaves vers l'avant et se renforcent fortement jusque vers la mi-flanc où elles acquièrent leur maximum de vigueur, remplaçant ainsi progressivement les tubercules latéraux juvéniles qui s'estompent puis disparaissent au cours de la croissance. Après la mi-flanc, la vigueur des côtes augmente encore et elles forment alors sur la région latéro-externe des tubercules épineux pincés dans le sens de leur allongement. Les retombées ventrales diminuent de relief en se dirigeant vers le sillon siphonal ; similaires aux côtes au départ des tubercules latéro-ventraux, elles « tombent » vers le sillon siphonal en s'amincissant et en s'incurvant. En arrivant sur le bord du sillon siphonal, elles prennent une direction longitudinale puis continuent à s'incurver très faiblement jusqu'à atteindre la côte située au devant d'elles. Ces retombées ventrales forment ainsi, de part et d'autre du sillon siphonal, deux lignes longitudinales festonnées, de vigueur variable, qui délimitent ce sillon.

Sur le dernier tiers du dernier tour, les côtes sont simples, concaves vers l'avant, très espacées, et leur disposition est moins régulière que précédemment. Deux côtes ne sont pas tuberculées latéro-ventralement et, sur le tiers externe des flancs, elles s'incurvent fortement pour rejoindre la côte située en avant d'elle. Toutes les côtes naissent sur la suture ombilicale, puis, en prenant une direction faiblement rétroverse, elles s'incurvent régulièrement et se renforcent jusque vers la mi-flanc où elles acquièrent leur maximum de vigueur et prennent une direction plus ou moins radiale. Entre la mi-flanc et les tubercules latéro-ventraux, elles prennent des directions plus ou moins progrades en diminuant très fortement de vigueur puis elles s'élèvent rapidement et fortement pour former des tubercules latéro-ventraux épineux plus fortement pincés dans leur direction qu'au stade précédent. L'ornementation ventrale est semblable à celle du stade précédent.

À tous les stades ontogéniques observés, le ventre est large, concave, lisse longitudinalement, plus large que profond et surcreusé par le sillon siphonal bien délimité par les retombées ventrales. Les sillons inter-

costaux ne rejoignent pas les bords du sillon siphonal car, après les tubercules latéro-ventraux, ils s'incurvent fortement vers l'avant et s'arrêtent au contact des retombées ventrales.

L'ombilic est très large, relativement peu profond et la limite supérieure de la paroi péri-ombilicale n'est pas suffisamment nette pour que cette paroi puisse être décrite indépendamment du reste des flancs.

Affinités et différences : *Curiolia garroni* (VERMEULEN, 1997) possède des tubercules vigoureux, épineux et virgulés, dont la forme est unique par rapport aux autres espèces décrites à ce jour.

Curiolia heinzi (SAYN, 1890) possède un ombilic nettement moins ouvert que *Curiolia garroni* (VERMEULEN, 1997) ; ses tubercules sont également plus massifs, en goutte virgulée. *Curiolia heinzi* (SAYN, 1890) a son épibole dans la partie inférieure de la Zone à *Coronites darsi*, alors que *Curiolia garroni* (VERMEULEN, 1997) est localisée très probablement dans la Zone à *Heinzia sayni* [Vermeulen, 1998 a].

Origine et devenir : nous avons émis une hypothèse de parenté [Vermeulen, 1998 a, p. 89] entre *Curiolia garroni* VERMEULEN, 1997 et *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995. Dans la Zone à *Coronites darsi*, des spécimens affines à *Curiolia heinzi* (SAYN, 1890) et possédant des tubercules latéro-ventraux annonçant ceux de *Curiolia garroni* VERMEULEN, 1997, constituent, dans la SHMA de *Curiolia heinzi*, une petite population que nous considérons comme la souche ancestrale de *Curiolia garroni* VERMEULEN, 1997.

Curiolia garroni VERMEULEN, 1997 semble être une fin de lignée.

CURIOLIA salomoni sp. nov.

Pl. 56, fig. 1

Holotype : l'holotype est le spécimen n° 414730, récolté entre Angles et Vergons, Alpes de Haute-Provence, dans un petit ravin situé à l'est du torrent d'Angles, en face du ravin de Pra Mouton, et que nous figurons planche 56, fig. 1.

Dénomination : cette espèce, découverte par L. Ebbo, est dédiée Michel Salomon de Mazan, Vaucluse.

Localité type : Une localité type référentielle sera précisée après la découverte de spécimens conspécifiques bien localisés dans une coupe levée banc par banc.

Strate type : non précisée actuellement.

Localisation stratigraphique : L. Ebbo a récolté l'holotype associé à *Ancyloceras* gr. *vandenheckii* ASTIER, 1851 et nous avons récolté un spécimen affine associé à *Ancyloceras vandenheckii* ASTIER, 1851. Ces

associations positionnent *Curiolia salomoni* sp. nov. de préférence dans la partie inférieure de la Zone à *Heinzia sayni*.

Matériel étudié : l'holotype n° 414730, récolté entre Angles et Vergons, Alpes de Haute-Provence ; le spécimen affine n° 414082, du ruisseau des Condamines près Comps-sur-Artuby, Var.

Mensurations

N°	D	H	E	O	NE	100 E/H	100 O/H
Holotype							
414730	51,5	22,5	14,4	13,7	10	64	60,9
Sp. affine							
414082	20	7,7	7,2	6,3	11	93,5	87,5

Diagnose : espèce à coquilles moyennement évolutées et à section transversale des tours plus haute que large. Les côtes, qui apparaissent très tôt, sont simples, pincées et espacées ; elles naissent sur la suture ombilicale et ont une direction très légèrement rétroverse ; elles prennent rapidement une direction radiale dominante et leur relief augmente rapidement jusque vers la mi-flanc ; dans cette partie des flancs, les côtes sont très vigoureuses, mais il n'y a pas de tubercules latéraux bien individualisés. À partir de la région médiane des flancs les côtes se dirigent vers la périphérie en diminuant fortement de relief, surtout dans les parties les plus jeunes observées. Elles s'élèvent ensuite très rapidement et très fortement en atteignant la région latéro-ventrale, pour former de vigoureux tubercules latéro-ventraux, noduleux au stade jeune et allongés longitudinalement au stade adulte. Les retombées ventrales sont courtes et plus ou moins incurvées.

Le ventre est concave et, chez les spécimens typiques, il est traversé par les sillons intercostaux, très atténués, qui le font onduler longitudinalement. L'ombilic laisse voir les tours précédents sur environ la moitié de leur hauteur ; il est peu profond est bordé par une paroi péri-ombilicale très peu élevée, abrupte, qui se raccorde indistinctement avec le reste des flancs.

La ligne de suture n'est pas connue.

Description : holotype, n° 414730 ; spécimen comprimé *post-mortem*, moyennement évolué, à section transversale des tours plus haute que large, observable à partir d'une hauteur de tour d'environ 11,5 mm. L'ornementation latéro-ventrale et ventrale n'est pas toujours conservée sur le dernier tour.

Sur tout le dernier tour, et sur les tours précédents visibles dans l'ombilic, la costulation s'exprime quasi-exclusivement sous forme de côtes simples, qui naissent sur la paroi péri-ombilicale. Sur toute la partie visible du spécimen, qui correspond à environ deux tours de spire, seules quatre côtes, sur trente quatre dénombrées, naissent dans le tiers inférieur des flancs.

Entre la suture ombilicale et les tubercules latéro-ventraux, toutes les côtes ont une direction dominante radiale ; elles sont vigoureuses, étroites, arrondies à leur sommet, droites ou très faiblement flexueuses et leurs bords sont très pentus dans la partie sous-jacente à la partie sommitale arrondie. De leur point de naissance jusqu'à la mi-flanc, toutes les côtes deviennent progressivement de plus en plus vigoureuses.

À la base du tiers externe des flancs, les côtes s'affaissent brusquement et deviennent très peu vigoureuses, larges et mousses. Cet affaissement brusque leur donne une forme subtuberculeuse allongée dans leur direction.

En atteignant la région latéro-externe, elles s'élèvent fortement et brusquement pour former une proéminence latéro-ventrale interne, allongée longitudinalement, dissymétrique, dont le sommet, plus ou moins pincé, est déporté vers la périphérie. Cette déportation est peut-être due à l'aplatissement *post-mortem* manifeste du spécimen. Les côtes forment ensuite une proéminence latéro-ventrale externe qui est séparée de l'interne par une surface concave qui réalise ainsi une dépression longitudinale intermittente. Les proéminences externes sont très élevées et claviformes ; elles possèdent une arête ventrale aiguë et arrondie, d'orientation longitudinale, et elles donnent au spécimen, avec les sillons intercostaux, un profil fortement crénelé. Les deux proéminences, interne et externe, constituent sur chaque côte un tubercule latéro-ventral volumineux dont la concavité longitudinale médiane est très marquée.

À partir des arêtes ventrales, les retombées ventrales sont larges, abruptes, très fortement projetées en avant dans leur partie antérieure qui s'arrête au bord de la dépression siphonale, vers le fond des sillons intercostaux. Sur la partie la plus âgée du spécimen, ces parties antérieures des retombées ventrales rejoignent la côtes située en avant d'elles.

Le ventre, délimité par les arêtes ventrales, est relativement large et très déprimé ; il est traversé par les sillons intercostaux et le sillon siphonal, très discrètement marqué au niveau des côtes, ondule longitudinalement. Cette ondulation longitudinale est forte sur le dernier quart de tour.

L'ombilic est large et peu profond ; il est entouré d'une paroi péri-ombilicale abrupte, peu élevée, dont la limite supérieure n'est pas assez distincte pour être située objectivement.

La ligne de suture n'est pas observable.

Variabilité intraspécifique : seul l'holotype représente actuellement cette espèce et la variabilité intraspécifique ne peut donc pas être appréhendée.

Affinités et différences : par ses côtes rigides, étroites, simples et très vigoureuses sur la région médiane des flancs et déprimées avant d'atteindre la région latéro-ventrale, par son ombilic ouvert et la présence de tubercules latéro-ventraux, *Curiolia salomoni* sp. nov. appartient bien au genre *Curiolia* VERMEULEN, 1999.

Curiolia salomoni sp. nov. se rapproche de *Curiolia heinzi* (SAYN, 1890) par la disposition et la forme de ses côtes sur les flancs, par son ombilic ouvert, par ses tubercules latéro-ventraux vigoureux et par son ventre concave. Elle en diffère par son ombilic relativement plus ouvert, par ses tubercules latéro-ventraux fortement concaves longitudinalement et possédant deux arêtes longitudinales, interne et ventrale et par sa position stratigraphique plus élevée.

Curiolia salomoni sp. nov. se rapproche de *Curiolia garroni* VERMEULEN, 1999 par son ombilic large et ses côtes simples vigoureuses dans la partie médiane des flancs. Elle en diffère par ses côtes rigides, non concaves vers l'avant, par ses tubercules latéro-ventraux volumineux et non épineux et par son sillon siphonal relativement plus étroit, ondulant longitudinalement et moins bien délimité par les retombées ventrales des côtes relativement plus larges et plus courtes.

Origine et devenir : *Curiolia salomoni* sp. nov. a très probablement pour ancêtre *Curiolia heinzi* (SAYN, 1890) ; elle n'a probablement pas d'espèce fille.

3.5. Genre *HEINZIA* SAYN, 1890, *nom. transl.* HYATT, 1903

Générotype : G. Sayn [1890 b], distingue deux groupes dans le genre *Pulchellia* UHLIG, 1882, le groupe de *Pulchellia sauvageaui* HERMITE, 1879, et le groupe de *Pulchellia subcaicedi* nov. sp. La même année [Sayn, 1890 c], il distingue le groupe de « *P. sauvageaui* et *P. pulchella* » et celui de « *P. provincialis* et *P. subcaicedi* » pour lequel il propose le sous-genre *Heinzia*, sans désigner d'espèce type.

En 1903, A. Hyatt désigne *Heinzia sayni* HYATT, 1903 comme espèce type du genre *Heinzia* SAYN, 1890, *nom. transl.* HYATT, 1903. La citation de *Heinzia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850) par maints auteurs comme générotype du genre *Heinzia* SAYN, 1890 est donc erronée.

Heinzia sayni HYATT, 1903 est, de par la désignation subséquente de A. Hyatt, le générotype du genre *Heinzia* SAYN, 1890.

Dénomination : genre dédié à C. Heinz.

Diagnose : genre constitué d'espèces à coquilles involutes à très faiblement évolutés dans le Barrémien inférieur et d'espèces à coquilles moyennement évolutés dans la Zone à *Heinzia sayni* du Barrémien supérieur. Les côtes sont larges et assez peu élevées chez les espèces du Barrémien inférieur et elles deviennent en général plus étroites et plus vigoureuses chez les espèces de la Zone à *Heinzia sayni*. Les tubercules latéro-ventraux des espèces les plus anciennes réalisent progressivement les structures périphériques, avec l'individualisation de la structure latérale et du parallélogramme latéro-ventral [Vermeulen, 1980a]. Chez la plupart des espèces, le ventre est délimité latéralement

sur les côtes, par des coudes plus ou moins arrondis ou par des arêtes ventrales aiguës. Chez toutes les espèces, le ventre est concave ; il est traversé par des côtes dont la vigueur diminue lors de l'évolution, et qui disparaissent dans la région siphonale chez les espèces les plus évoluées.

Contenu spécifique : dans le genre *Heinzia* SAYN, 1890 sont classées les espèces *Heinzia leivaensis* BÜRL, 1956 = ? *Heinzia communis* (BÜRL, 1956), *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856), *Heinzia hispanica* HYATT, 1903, *Heinzia sayni* HYATT, 1903, générotype, et *Heinzia hoplitiformis* (SAYN, 1890).

Origine et devenir : le genre *Heinzia* SAYN, 1890 est issu du genre *Nicklesia* HYATT, 1903. Aucun genre connu n'est issu du genre *Heinzia* SAYN, 1890.

Répartition stratigraphique : *Heinzia communis* BÜRL, 1956 (= *Heinzia leivaensis* BÜRL, 1956 ?), espèce la plus ancienne du genre, apparaît dans la Zone à *Kotetishvilia compressissima*, dans la SHA de *Holcodiscus caillaudianus*. L'espèce la plus récente du genre pourrait être *Heinzia hoplitiformis* SAYN, 1890. En l'état des connaissances, les représentants du genre *Heinzia* SAYN, 1890 disparaissent avant la SHMA de *Camereiceras limentinus* (ex Horizon à *Hemihoplites rusticus*) située actuellement dans la partie sommitale de la Zone à *Heinzia sayni*.

Affinités et différences : certaines espèces du genre *Heinzia* SAYN, 1890 sont morphologiquement proches de celles du genre *Gerhardtia* HYATT, 1903, par leur ombilic ouvert et leur ventre concave. Les espèces les plus anciennes du genre *Heinzia* SAYN, 1890 ont des côtes qui ressemblent à celles des espèces du genre *Gerhardtia* HYATT, 1903. Le genre *Heinzia* SAYN, 1890 diffère du genre *Gerhardtia* HYATT, 1903 par son apparition plus précoce, dans la Zone à *Kotetishvilia compressissima*, et par une extinction plus précoce, dans la Zone à *Heinzia sayni*. Par rapport aux espèces du genre *Gerhardtia* HYATT, 1903, les espèces du Barrémien supérieur appartenant au genre *Heinzia* SAYN, 1890 ont :

- des côtes plus fines et relativement plus hautes s'agencant préférentiellement en alternances de côtes principales et de côtes intercalaires ;
- des ombilics généralement plus ouverts ;
- des parois péri-ombilicales moins abruptes et non fortement indentées ;
- des côtes primaires ou principales beaucoup plus vigoureuses et espacées dans la partie interne des flancs ;
- des structures latérales moins élaborées que celles des espèces du genre *Gerhardtia* HYATT, 1903.

Aux stades juvénile et adultes pour *Heinzia hoplitiformis* SAYN, 1890, et seulement au stade adulte tardif pour les autres espèces à ombilic ouvert du genre *Heinzia* SAYN, 1890, les côtes à tendance coronitiformes rappellent celles des espèces du genre *Coronites* HYATT,

1903 ; dans tous les cas, sur le ventre, ces côtes coroniformes des espèces du genre *Heinzia* SAYN, 1890, sont moins convexes vers l'avant et ne tendent pas à acquérir une direction longitudinale, comme celles des espèces du genre *Coronites* HYATT, 1903.

HEINZIA communis (BÜRGL, 1956)

Pl. 42, fig. 1-10 ; Pl. 43, fig. 1-5

Synonymie

- 1937 – *Pulchellia* cf. *hispanica* HYATT ; Riedel, p. 70-72, Pl. 11, fig. 16-20.
- ? 1937 – *Pulchellia* (*Nicklesia*) *raquirai* n. sp. ; Roschen, p. 113-115, Pl. II, fig. 1, 2.
- ? 1956 – *Pulchellia* (*Nicklesiella*) *leivaensis* n. sp. ; Bürgl, p. 56, Pl. II, fig. 5 ; Pl. XI, fig. 10, 11.
- ? 1956 – *Pulchellia* (*Nicklesiella*) *pseudokarsteni* n. sp. ; Bürgl, p. 57, Pl. III, fig. 12, 13 ; Pl. XII, fig. 1-4.
- 1956 – *Pulchellia* (*Semipulchellia*) *communis* n. sp. ; Bürgl, p. 57, p. 59, Pl. II, fig. 6 ; Pl. III, fig. 15 ; Pl. XII, fig. 6-12.
- 1956 – *Pulchellia* (*Semipulchellia*) *elegans* n. sp. ; Bürgl, p. 58, Pl. III, fig. 16 ; Pl. XII, fig. 5.
- 1956 – *Pulchellia* (*Semipulchellia*) *robusta* n. sp. ; Bürgl, p. 60, Pl. XIII, fig. 1.
- ? 1956 – *Pulchellia* (*Semipulchellia*) aff. *robusta* n. sp. ; Bürgl, Pl. XIII, fig. 2.
- ? 1956 – *Pulchellia* (*Pulchellia*) *galeata ornata* n. ssp. ; Bürgl, Pl. XIII, fig. 7.
- 1996 – *N. communis* (BÜRGL) ; Wright, Callomon et Howarth, p. 111, p. 112, fig. 85, 2c, d, e.
- 1997a – *Pulchellia communis* (BÜRGL) ; Vermeulen, Pl. 2, fig. 11, 12 ; Pl. 3, fig. 1-3.
- 1998b – *Pulchellia communis* (BÜRGL, 1956) ; Vermeulen, Pl. 1, fig. 12-14.
- 1999 – *Nicklesia communis* (BÜRGL, 1956a) ; Patarroyo Gama, p. 63-65, Pl. 6, fig. 1.
- ? 1999 – *Nicklesia communis* (BÜRGL) ; Patarroyo Gama, Pl. 6, fig. 4, 5, 9.
- non 1999 – *Nicklesia communis* (BÜRGL) ; Patarroyo Gama, Pl. 6, fig. 2, 3, 6, 7.
- ? 1999 – *Nicklesia communis* (BÜRGL) ; Patarroyo Gama, Pl. 6, fig. 8.
- 1999 – *Pulchellia galeata* (VON BUCH) ; Patarroyo Gama, Pl. 6, fig. 10-12.
- 2000 – *Pulchellia galeata* (VON BUCH) ; Patarroyo Gama, Pl. 1, fig. 5, 6.

Holotype : l'holotype est le spécimen n° 1219, de Vélez, Santander, collection Royo y Gomez, Musée Géologique d'Ingeominas, Bogota, Colombie.

Hypotypes : les spécimens n° 414111, 414112 et 414113 de notre collection.

Localité type : Vélez, Santander, Colombie.

Strate type : nous proposons comme strate type le banc n° 137b/831 de la coupe n° 831, du Clos de Barral près La Bastide, Var.

Répartition stratigraphique : *Heinzia communis* (BÜRGL, 1956) apparaît et se développe dans la Zone à *Kotetishvilia compressissima*.

Matériel étudié : le spécimen n° 414111, du banc n° 136/831, le Clos de Barral près La Bastide, Var ; les spécimens n° 414113, 414321, 414675, 414761 et 414762, du banc n° 137b/831, le Clos de Barral près La Bastide, Var ; le spécimen n° 414112, ruisseau des Condamines près Comps-sur-Artuby, Var ; les spécimens n° 414122 et AE39 de La Saurée, Alpes-Maritimes et le spécimen n° 414076, banc n° 18/062, Saint-Martin près Escragnolles.

Mensurations

N°	D	H	E	N	100 E/H
414111	36,8	21,3	12,3	12	57,7
414113	37,3	21,3	10,5	15	49,3
414321	47,9	25,7	12,7	15	49,4
414112	39,4	22,5	16,2	11	72
414122	29,5	16,6	13,9	11	83,7
AE39	38,6	22	13,5	14	61,4

Diagnose : espèce à coquilles involutes, à ombilic très petit et à flancs plus ou moins convexes. Les côtes sont plus ou moins larges et montrent sur certains spécimens de renflements tuberculiformes vers la mi-flanc. Les spécimens possédant des renflements costaux latéraux tuberculiformes ont des côtes plus vigoureuses que celles des spécimens atuberculés latéralement. Dans la région latéro-ventrale, ces côtes sont toutes ornées de tubercules primitifs, plus ou moins bien délimités, qui s'expriment plus ou moins bien et à des hauteurs de tour variables selon les affinités morphotypiques des spécimens. Au stade adulte tardif, les tubercules latéro-ventraux disparaissent. Sur le ventre, entre les tubercules primitifs, les côtes décrivent un sinus proverse plus ou moins accentué selon les individus et elles y sont également atténuées, tout en restant cependant bien exprimées.

Entre les tubercules latéro-externes, le ventre, traversé par les côtes, est concave.

La ligne de suture n'a pas été étudiée.

Descriptions : traduction de la description originale, [Bürgl, 1956, p. 59]. « Coquille discoïde, ombilic très étroit, le dernier tour recouvre complètement les tours antérieurs. Section transversale des tours ovale, dont la largeur mesure 55 % de la hauteur. Flancs faiblement

convexes ; chez les formes juvéniles, le maximum d'épaisseur se situe près de l'ombilic et, chez les formes adultes, il se situe au milieu des flancs. Les premières indications de costulation se manifestent sur la périphérie, sous forme de nodules latéro-ventraux qui sont faiblement séparés par un sillon ventral peu profond.

À un diamètre de 12 mm s'expriment des côtes bifurquées pour la plupart, plus rarement trifurquées, qui naissent dans l'ombilic, traversent les deux flancs en ligne double falciforme et atteignent la périphérie en s'inclinant fortement vers l'avant.

À un diamètre de 45 mm les côtes deviennent simples, et elles s'expriment en côtes longues (primaires) qui naissent dans l'ombilic et en côtes courtes (secondaires) qui apparaissent au milieu des flancs. Sur la périphérie les deux groupes de côtes ont la même largeur ; ces côtes sont fortement inclinées vers l'avant et elles y forment des tubercules latéro-ventraux, très bien exprimés jusqu'à un diamètre de 63 mm. Après ce stade les côtes s'aplatissent.

À tous les stades d'accroissement les côtes traversent le ventre sans interruption. Les stades juvéniles ont un sillon ventral bien exprimé, mais moins profond que les sillons intercostaux. Au cours de la croissance de la coquille, le sillon ventral devient progressivement moins profond et à partir d'un diamètre de 65 mm, il est à peine décelable. La dernière partie de la coquille de l'adulte a un ventre convexe, comme celui des *Nicklesia*. Les dimensions sont en page 19.

La ligne de suture est représentée Pl. III, fig. 15. »

Spécimen n° 414112 ; spécimen à coquille involute, observable à partir d'une hauteur de tour de 10,5 mm environ. La section transversale des tours est large.

Jusqu'à une hauteur de tour de 14 mm, l'ornementation est constituée de côtes, internes et externes, séparées par des sillons intercostaux, et de tubercules. Les côtes internes, espacées, de direction proverse, naissent dans le tiers interne des flancs, se renforcent très rapidement pour former, dans le tiers médian des flancs, des élévations tuberculeuses très vigoureuses. Ces tubercules latéraux correspondent à des bifurcations des côtes, ou, entre deux côtes tuberculées, au départ d'une côte intercalaire externe naissant vers leur sommet. Dans la région latéro-ventrale, toutes les côtes, de direction proverse, s'ornent de tubercules vigoureux, plus ou moins sub-losangiques et dont les limites ne sont pas très précises sauf, parfois, dans leur partie inférieure. Les côtes ventrales, concaves entre les tubercules latéro-ventraux, sont toujours bien exprimées. Les sillons intercostaux traversent le ventre qui, à leur endroit, est faiblement concave.

À partir de 14 mm de hauteur de tour, et jusqu'à 16 mm, les tubercules latéraux diminuent fortement de vigueur sur la première côte, puis sont ensuite remplacés par des surélévations peu vigoureuses des côtes dans la partie médiane des flancs. Les côtes sont alors simples

et de direction proverse ; elles naissent vers le sommet du tiers interne des flancs, s'élèvent progressivement jusqu'à la partie médiane des flancs, puis se dirigent vers la région latéro-externe où elles portent chacune un tubercule latéro-ventral, oblique par rapport à la direction longitudinale et projeté vers l'avant. Les limites internes et ventrales de ces tubercules sont un peu mieux repérables qu'au stade précédent. Les côtes ventrales sont toujours bien exprimées et concaves et le ventre est légèrement plus convexe au fond des sillons intercostaux qu'au stade précédent.

À partir de 16 mm de hauteur de tour, et jusqu'à l'ouverture, apparaît brusquement une alternance côte principale-côte intercalaire. Les côtes principales naissent dans la partie supérieure du tiers interne des flancs et prennent une direction radiale ; elles augmentent progressivement de largeur et de hauteur, jusqu'au tiers médian des flancs où elles forment un relief subtuberculeux allongé dans leur direction. Elles se dirigent ensuite vers la région latéro-externe et s'ornent de tubercules latéro-ventraux, un par côte, similaires à ceux du stade précédent, mais bien délimités à leur base par un coude arrondi préfigurant l'arête interne des espèces plus évoluées [Vermeulen, 1980 a, p. 11]. Le ventre, concave le long des sillons intercostaux, est traversé par les côtes dont la concavité s'atténue progressivement avec l'âge. Les côtes intercalaires naissent dans la partie inférieure du tiers externe des flancs, s'élargissent et s'élèvent très rapidement pour devenir semblables aux côtes principales et s'ornent presque immédiatement de tubercules latéro-externes en tous points semblables à ceux des côtes principales. Sur le ventre, ces côtes intercalaires sont semblables aux côtes principales.

L'ombilic est très étroit à tous les stades étudiés et la paroi péri-ombilicale sub-verticale se raccorde avec le reste des flancs par un coude arrondi.

La ligne de suture n'est pas observable.

Variabilité intraspécifique : malgré le nombre restreint de spécimen étudiés, les variations morphologiques observées permettent d'envisager une variabilité intraspécifique semblable à celles des espèces de la direction évolutive *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841) – *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856) – *Heinzia sayni* HYATT, 1903. En fonction de la robustesse des individus, les côtes sont plus ou moins vigoureuses et par conséquent les tubercules latéro-ventraux sont plus ou moins vigoureux.

La netteté de la délimitation des tubercules latéro-ventraux est variable et elle peut parfois se rapprocher de celle de l'espèce fille *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856).

Affinités et différences : *Heinzia communis* (BÜRL, 1956) diffère de *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841) par une région ventrale concave sur tous les individus, par des côtes plus atténuées sur le ventre, et par la formation, sur les côtes, de tubercules latéro-ventraux

primitifs ; elle en diffère aussi par sa phase acméique postérieure à celle de *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841).

Heinzia leivaensis BÜRL, 1956 pourrait correspondre au morphotype gracie de *Heinzia communis* (BÜRL, 1956) ou en représenter une forme primitive à tuberculation plus fugace.

Heinzia communis (BÜRL, 1956) se rapproche de *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856) par son ventre concave et la présence des tubercules latéro-ventraux. Elle en diffère cependant par une concavité ventrale moins large et moins déprimée, où les côtes sont encore bien exprimées, et par des tubercules latéro-ventraux moins vigoureux, dont les limites sont beaucoup moins anguleuses.

Bien qu'ayant refiguré l'holotype de *Heinzia communis* (BÜRL, 1956), P. Patarroyo Gama, manquant probablement de données biostratigraphiques précises, a conçu cette espèce de façon erronée et n'a manifestement pas appréhendé convenablement les caractéristiques fondamentales de la variabilité intraspécifique des espèces de la sous-famille des PULCHELLIINAE ; en effet, des spécimens du morphotype plat, ou affines, de *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856) sont classés dans l'espèce de H. Bürl [Patarroyo Gama, 1999, Pl. 6, fig. 2, 3, 7, 8] et des spécimens [Patarroyo Gama, 1999, Pl. 6, fig. 10-12] probablement intermédiaires par leur ornementation entre les morphotypes plat, médian et gracie de *Heinzia communis* (BÜRL, 1956), sont classés dans *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1838).

Remarque : ces précédentes observations sont basées en grande partie sur une photocopie du mémoire de P. Patarroyo Gama, que nous a amicalement envoyée M. Company. Dans cette copie, les planches 7 et 8, non en possession de M. Company, manquent ; leur analyse aurait pu amener une meilleure appréhension de la conception des espèces figurées par P. Patarroyo Gama, en particulier de *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1838) et *Pulchellia fasciata* (GERHARDT, 1897).

Origine et devenir : *Heinzia communis* (BÜRL, 1956) est issue de *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841) ; elle est l'espèce mère de *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856).

Aire de distribution : *Heinzia communis* (BÜRL, 1956) a été récoltée dans le Sud-Est de la France et en Colombie. Un spécimen de la collection E. Roch, conservé à l'Institut Dolomieu, Grenoble, provient de l'Oued Tidsi, Maroc.

HEINZIA caicedi (KARSTEN, 1856)

Pl. 1, fig. 5 ; Pl. 45, fig. 1-10 ; Pl. 46, fig. 1-10

Synonymie

1856 – *Ammonites caicedi* KARSTEN ; Karsten, p. 107, Pl. 3, fig. 2.

- 1886 – *Ammonites caicedi* KARSTEN ; Karsten, Pl. 3, fig. 2.
- 1884 – *Ammonites saunieri*, Torcapel ; Torcapel, p. 140, 141, Pl. VIII, fig. 2.
- 1887 – *Pulchellia* aff. *Lindigi* Karst. ; Uhlig, p. 95, Pl. V, fig. 5.
- 1890 – *Pulchellia ouachensis*, Coquand var. ; Sayn, p. 28, Pl. I, fig. 15.
- 1897 – *Pulchellia Caicedi* Karsten ; Gerhardt, p. 151, 152, Pl. III, fig. 7.
- 1900 – *Pulchellia provincialis* Orb. ; Simionescu, p. 10, Pl. V, fig. 3.
- 1903 – *Pulchellia kiliani* ; Hyatt, p. 142.
- 1956 – *Pulchellia (Caicedia) caicedi* (KARSTEN) ; Bürl, p. 67, Pl. XIV, fig. 3, 4, 5.
- ? 1956 – *Pulchellia (Caicedia) royoi* n. sp. ; Bürl, p. 68, Pl. XV, fig. 1.
- 1966 – *Carstenia caicedi* (Karsten) ; Breskovski, p. 109, Pl. X, fig. 12 a, c.
- 1967 – *Carstenia caicedi* (KARSTEN) ; Dimitrova, Pl. LXXX, fig. 7, 8, 9.
- 1980a – *Pulchellia (Heinzia) caicedi* (KARST.) ; Vermeulen, Pl. III, fig. 7, 8.
- 1980 – *Pulchellia (Heinzia) provincialis* (D'ORBIGNY) ; Thomel, p. 129, fig. 257.
- 1980b – *Pulchellia (Heinzia) caicedi* (KARST) ; Vermeulen, Pl. V, fig. 7, 8.
- ? 1994 – *Heinzia* aff. *lindigii* (KARSTEN in UHLIG) ; Cecca et Pallini, Pl. 1, fig. 4.
- ? 1995 – *Pulchellia (Heinzia) provincialis* (D'ORBIGNY) ; Cecca, p. 62, fig. 2, c.
- ? 1995 – *Pulchellia (Heinzia)* aff. *lindigii* (KARSTEN in UHLIG, 1887) ; Cecca et Pallini, Pl. 2, fig. 8.
- 1996c – *Pulchellia caicedi* (KARSTEN, 1856) ; Vermeulen, p. 62-65, Pl. 2, fig. 1-6.
- 1996 – *P. (P.) caicedi* (KARSTEN) ; Wright, Callomon et Howarth, p. 111, p. 113, fig. 86, 1 c, d.
- 1997a – *Pulchellia caicedi* (KARSTEN) ; Vermeulen, p. 103, Pl. 3, fig. 4, 5.
- 1998b – *Pulchellia caicedi* (KARSTEN, 1856) ; Vermeulen, p. 103, Pl. 3, fig. 8-11.
- 1998 – *Pulchellia caicedi* (KARSTEN, 1856) ; Vermeulen et Bert, Pl. 2, fig. 4, 5.
- 1999 – *Pulchellia* cf. *caicedi* (KARSTEN) ; Avram, p. 20, 21, Pl. II, fig. 12, 13.
- 1999 – *Nicklesia communis* (BÜRL) ; Patarroyo Gama, Pl. 6, fig. 2, 3, 6, 7.
- ? 1999 – *Nicklesia communis* (BÜRL) ; Patarroyo Gama, Pl. 6, fig. 8.
- 2001 – *Pulchellia* gr. *caicedi* (Karsten, 1856) ; Bert et Delanoy, p. 70, Pl. 2, fig. 2, 3.

Holotype : l'holotype est le spécimen récolté par H. Karsten dans la région de Velez, Colombie. La

collection H. Karsten est conservée au Muséum d'Histoire Naturelle de Berlin, Allemagne.

Strate type : non précisée à l'origine. Nous désignons comme strate type, le banc n°142b/831, de la coupe n° 831 du Clos de Barral près La Bastide, Var.

Répartition stratigraphique : *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856) apparaît à la base de la Zone à *Coronites darsi* et disparaît dans sa partie sommitale.

Matériel étudié : spécimens n° 414042, 414050, 414224, 414225, 414226, 414229, 414277, 414278, 414331, 414333, 414334, 414609, 414610 et 414681, du banc n° 18/062, coupe n° 062, Ravin de Saint-Martin, Bail près Escragnolles ; spécimens n° 414710, 414711, 414712 et 414794 du banc n° 142b/831, coupe n° 831 du Clos de Barral, Var ; spécimen n° 414673 du banc n° 116/836, le Clos des Moulins près La Martre, Var ; spécimen n° 414195 de la coupe n° 832, Chapelle Sainte-Anne près Le Bourguet, Var ; spécimen n° 414119 de la Chapelle Saint-Christophe près Brovès, Var ; spécimen n° 414043 du ruisseau des Condamines près Comps-sur-Artuby, Var ; spécimens n° 414179, 414180, 414182, 414184, 414186, 414187, 414188, 414208, 414209, 414211, 414558 et 414689 de La Saurée près de Tourrette-Levens, Alpes-Maritimes ; spécimen n° 414595 (leg. J. Davoux) du Rio Sec près Tourrette-Levens, Alpes-Maritimes ; les spécimens n° 414153 et 414948, intervalle 14-15, Sierra de Foncalent près Alicante, Espagne.

Diagnose : coquilles discoïdes, involutes, bordées sur leur périphérie par deux rangées de tubercules latéro-ventraux sub-losangiques. Les côtes sont larges et plates ; elles possèdent, sur certains spécimens, des renflements tuberculiformes situés dans la moitié interne des flancs. Sur le ventre, entre les tubercules latéro-ventraux, ces côtes s'infléchissent vers l'avant et s'atténuent fortement dans la région siphonale.

Le ventre, traversé par les côtes, est concave.

Mensurations

N°	D	H	E	NE	100 E/H
414042	35	19,3	12,3	12	63,7
414050	34,9	19,3	12,2	11	63,2
414224	29,9	17	9,6	12	56,4
414229	38,3	20,7	9,3	12	44,9
414331	35	20,5	12,7	11	61,3
414610	32,7	17,9	10,1	12	56,4
414794	32,7	18,7	12,7	13	67,9
414673	42,5	23,6	12,6	11	53,4
414195	38,7	21,5	12,9	12	60
414119	32,8	18,6	10,4	12	55,9
414043	30,4	16,6	12,3	9	74,1
414179	34,6	18,5	10,8	14	58,4
414180	25	14,7	9	13	61,2

N°	D	H	E	NE	100 E/H
414184	28,4	16,3	10,5	11	64,4
414187	23,5	13,3	9,7	9	72,9
414188	26,5	14,7	9,3	10	63,3
414208	18,9	10,7	8,1	10	75,7
414209	23,6	13,6	9,7	10	71,3
414558	25,9	14,3	9,7	10	67,8
414595	27,9	15,7	11,6	9	73,9
414153	14,3	8	5	17	62,5
414948	11,4	6,1	5	14	82

Description : spécimen n° 414050 ; coquille discoïde, carénée sur les côtes à son pourtour. Le maximum d'épaisseur se situe dans la moitié interne des flancs.

L'ornementation est déjà bien exprimée à une hauteur de spire de 8,5 mm. Sur l'ensemble de la coquille, les côtes sont rectilignes et de direction radiale ; elles s'élargissent progressivement de l'ombilic vers la région latéro-ventrale.

Vers une hauteur de spire de 13 mm, il y a une trifurcation costale située dans la moitié interne des flancs. Ultérieurement, les côtes sont simples ou bifurquées. Les points de trifurcation et de bifurcation sont surélevés en nodosités mousses et allongées dans le sens des côtes.

La région latéro-ventrale est ornée de tubercules sub-losangiques très en relief qui possèdent une arête ventrale tranchante, arrondie et de direction dominante longitudinale ; sur la périphérie, ces arêtes ventrales forment une carène crénelée discontinue et orientée dans le sens spiral. La partie inférieure de ces tubercules latéro-ventraux est très pentue et elle se raccorde à leur surface sub-losangique par un coude bien marqué et proéminent.

Le ventre, concave à tous les stades observés, est relativement large. Les retombées ventrales des côtes, larges et très pentues, sont projetées en avant et elles se confondent ensuite avec la partie siphonale des côtes qui est basse, mais suffisamment en relief pour faire onduler longitudinalement la région siphonale.

L'ombilic est punctiforme. La région péri-ombilicale est abrupte et elle se raccorde très progressivement avec le reste des flancs.

La ligne de suture n'est pas étudiable.

Variabilité intraspécifique : comme chez *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841) et chez *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841), les quatre morphotypes référentiels majeurs sont exprimés chez *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856) :

– le morphotype gracile, d'épaisseur plus ou moins faible, à côtes nombreuses et à tubercules latéro-ventraux généralement peu vigoureux, est représenté par le spécimen nommé *Pulchellia kiliani* par Hyatt [1903] et par les spécimens n° 414119 et 414153 ;

– le morphotype médian, est représenté par le spécimen décrit ici, et auquel appartiennent aussi *Heinzia saunieri*

(TORCAPEL, 1884) et le spécimen n° 414794. Le spécimen n° 414042 est intermédiaire entre les morphotypes gracieux et médians ;

– le morphotype robuste, d'épaisseur relative forte, à côtes peu nombreuses, à points de bifurcation des côtes sub-tuberculés et à tubercules latéro-ventraux vigoureux, auquel appartient l'holotype de *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856) ;

– le morphotype plat, à section transversale plus étroite que celle des autres morphotypes et à côtes peu nombreuses, plates et larges, auquel appartient le spécimen n° 414673.

Les spécimens étudiés montrent que l'atténuation de la vigueur des côtes sur le ventre est variable, même pour un morphotype donné ; cette variation est moins marquée chez les représentants du morphotype robuste que chez ceux des autres morphotypes.

Affinités et différences : *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856) diffère de *Heinzia communis* (BÜRGL, 1956) par une région ventrale plus excavée et par des tubercules latéro-ventraux plus vigoureux et munis d'arêtes ventrales très en relief et aiguës.

Heinzia caicedi (KARSTEN, 1856) diffère de *Heinzia hispanica* HYATT, 1903 par un ombilic plus petit, une taille moyenne plus grande et par un effacement moins marqué des côtes sur le ventre.

Heinzia caicedi (KARSTEN, 1856) ressemble à *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1838) par sa forte involution, par ses côtes larges et par son ventre concave ; elle en diffère par ses côtes nettement moins flexueuses, et par ses tubercules latéro-externes très vigoureux, très proéminents et très abrupts sur leur limite interne.

Cette espèce, décrite originalement à partir d'un spécimen colombien, n'a pas été révisée par Patarroyo Gama [1999] qui a mis certains de nos spécimens figurés en synonymie douteuse avec d'autres espèces. D'une façon générale, l'auteur colombien a mal appréhendé les espèces du genre *Heinzia* SAYN, 1890 et certaines du genre *Pulchellia* UHLIG, 1882.

Origine et devenir : *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856), de la Zone à *Coronites darsi*, est issue de *Heinzia communis* (BÜRGL, 1956) qui a sa phase acméique dans la Zone à *Kotetishvilia compressissima*.

À partir de *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856), par le début de l'ouverture de l'ombilic, apparaît *Heinzia hispanica* HYATT, 1903 qui caractérise la partie sommitale de la Zone à *Coronites darsi*, donc du Barrémien inférieur.

Aire de distribution : nous avons récolté des spécimens de *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856) dans la coupe de la Sierra de Foncalent, près d'Alicante et un fragment conspécifique à La Querola près de Cocentaina, Espagne ; nous avons également récolté de nombreux spécimens dans le Barrémien de la plate-forme ennoyée sud-vocontienne du Sud-Est de la France. Un spécimen de la collection P. Fallot, conservé à l'Institut Dolomieu,

Grenoble, a été récolté à San Miguel près d'Ibiza. Nous avons pu observer des spécimens du Mont Berzsek, Hongrie, et un spécimen typique, collecté au Maroc par F. Atrops. Des spécimens de cette espèce ont été figurés de Bulgarie, de Roumanie, d'Algérie, du sud-Tyrol et de Colombie. Cette espèce ubiquiste caractérise un biochronohorizon de la Zone à *Coronites darsi*.

HEINZIA hispanica HYATT, 1903

Pl. 47, fig. 1-3

Synonymie

1890– *Pulchellia* cf. *provincialis* ORB. sp. ; Nicklès, Pl. VI, fig. 11, Pl. VII, fig. 12.

1903– *Heinzia hispanica* n. sp. Hyatt ; Hyatt, p. 131.

non 1937– *Pulchellia* cf. *hispanica* HYATT ; Riedel, p. 70-72, Pl. 11, fig. 16-20 ; Pl. 13, fig. 23 ; Pl. 14, fig. 33.

2001– *Heinzia vermeuleni* sp. nov. ; Bert et Delanoy, p. 66-69, Pl. 1, fig. 1-4.

Néotype : le spécimen de la Sierra de Foncalent près d'Alicante, Espagne, décrit et figuré par Nicklès [1894] sous le nom de *Pulchellia* cf. *provincialis* ORB., ne possède pas de sillon siphonal surcreusant longitudinalement la dépression ventrale ; il a également un ombilic très peu ouvert par rapport à celui de *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850). Il n'appartient donc pas à l'espèce de A. d'Orbigny et A. Hyatt a fort justement créé l'espèce *Heinzia hispanica* HYATT, 1903 pour ce spécimen.

Nos recherches, ainsi que celles de A. Prieur, pour retrouver le spécimen original de R. Nicklès sont restées vaines ; nous proposons donc un néotype, le spécimen topotypique n° 414148 de l'intervalle 14-15/FONC, Sierra de Foncalent près d'Alicante, Espagne.

Dénomination : du pays, l'Espagne, où a été trouvé le spécimen original.

Localité type : Sierra de Foncalent près d'Alicante, Espagne.

Strate type : dans sa description originale R. Nicklès indique simplement le Barrémien ; nous avons récolté le spécimen n° 414148, il y a plus de trente ans, dans l'intervalle 14-15/FONC de la localité type. Cet intervalle, d'environ 1,2 m d'épaisseur, est constitué de bancs de calcaires argileux de très faible épaisseur, séparés par de petits interbancs plus argileux d'épaisseur variable. Des recherches ultérieures plus précises permettront, dans cet intervalle, de désigner une strate type. Par corrélation, le banc n° 144/831 de la coupe n° 831, du Clos de Barral près La Bastide, Var, peut en être considéré comme un équivalent.

Position stratigraphique : *Heinzia hispanica* HYATT, 1903 n'a jusqu'à présent été trouvée que dans la partie sommitale de la Zone à *Coronites darsi*.

Matériel étudié : spécimen n° 414148, néotype, intervalle 14-15/FONC, Sierra de Foncalent près Alicante, Espagne ; spécimens n° 414671 et 414980, banc n° 144/831, coupe n° 831, du Clos de Barral près La Bastide, Var ; Spécimen n° AE 90, La Saurée près Tourrettes-Levens, Alpes-Maritimes, collection D. Bert.

Mensurations

N°	D	H	E	NE	100E/H
414148	16,2	8,4	7	10	83,3

Diagnose : espèce à coquilles involutes, à ombilic légèrement ouvert et à flancs convexes. Les côtes sont plus ou moins larges et montrent sur certains spécimens, comme le néotype, des renflements tuberculiformes vers la mi-flanc ; lorsque c'est le cas, leur vigueur est plus forte que celle des côtes des spécimens atuberculés latéralement. qui sont, elles, larges et plates. Dans la région latéro-ventrale ces côtes sont toutes ornées de tubercules bien délimités qui s'expriment à des hauteurs de tour variables selon les spécimens. Ces tubercules latéro-externes ont des parallélogrammes latéro-ventraux concaves à arêtes ventrales aiguës [Vermeulen, 1980 a, p. 11], dont la concavité, plus ou moins marquée sur les différents spécimens, constitue un sillon spiral discontinu. Les structures latérales sont proéminentes mais leurs limites sont encore peu ou mal réalisées ; sur certains individus, souvent à tendance robuste, ces structures latérales, sans être bien délimitées, sont très proéminentes. Au stade adulte tardif, les côtes deviennent plus fines et plus flexueuses et les tubercules latéro-ventraux disparaissent. Entre les tubercules, le ventre, traversé par les côtes très atténuées, est concave.

La ligne de suture n'a pas été étudiée.

Description : néotype n° 414148 ; spécimen jeune, de petite taille, appartenant au morphotype robuste et observable à partir d'une hauteur de tour de 4 mm environ.

Sur tout le dernier tour, l'ornementation est constituée de côtes et de tubercules latéraux et latéro-ventraux.

Les côtes internes, très faiblement proverses, espacées et très courtes, naissent vers la base des flancs ; elles s'élèvent et s'élargissent très rapidement pour former, vers le haut du tiers interne des flancs, des tubercules très vigoureux, de plus en plus forts en allant vers l'ouverture. Ces tubercules latéraux très espacés délimitent une zone interne des flancs en forme d'entonnoir très évasé.

À partir des tubercules latéraux, les côtes internes bifurquent en côtes externes semblables, dont la postérieure prend une direction radiale. Une ou deux côtes intercalaires séparent ces côtes bifurquées.

Toutes ces côtes se dirigent vers la région latéro-ventrale, où elles sont semblables et s'ornent de vigoureux tubercules latéro-ventraux dont la base, très proéminente, évoque une structure latérale en formation. Au fur et à mesure de la croissance, ces tubercules deviennent sub-losangiques ; leurs parallélogrammes latéro-ventraux sont convexes sur la partie de tour la plus jeune, puis ils s'aplatissent et tendent à devenir très faiblement concaves vers la bouche. Les retombées ventrales des côtes sont très pentues et projetées vers l'avant.

Le ventre, délimité par les arêtes ventrales bien visibles sur le dernier demi-tour [Vermeulen, 1980 a, p. 11], est fortement concave et les côtes qui le traversent y sont fortement atténuées et, de ce fait, malgré la robustesse marquée du spécimen, la région siphonale n'ondule que faiblement dans la direction spirale.

L'ombilic est faiblement ouvert mais la gangue qui l'obstrue empêche d'y voir la base des tours précédents.

La ligne de suture n'est pas étudiable.

Variabilité intraspécifique : les trois spécimens de notre collection permettent de concevoir une variabilité intraspécifique semblable à celle des espèces antérieures congénériques.

Affinités et différences : *Heinzia hispanica* HYATT, 1903 est proche de *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856) par ses ornements, son ventre concave et sa variabilité intraspécifique. Elle en diffère par sa taille moyenne plus faible, par un ombilic légèrement plus ouvert, par des tubercules latéro-ventraux mieux délimités, avec des parallélogrammes latéro-ventraux plus fréquemment concaves et avec des structures latérales plus élaborées et relativement mieux délimitées. *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856) et *Heinzia hispanica* HYATT, 1903 ont toutes les deux un ventre concave, mais chez *Heinzia hispanica* HYATT, 1903, les côtes y sont généralement plus atténuées que celles de *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856). Chez *Heinzia hispanica* HYATT, 1903, le stade adulte tardif apparaît à des hauteurs de tour plus faibles que chez l'espèce mère *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856). *Heinzia hispanica* HYATT, 1903 diffère encore de *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856) par sa phase acméique plus récente, cantonnée au sommet de la Zone à *Coronites darsi*.

Heinzia hispanica HYATT, 1903 est proche de *Heinzia sayni* HYATT, 1903 par ses caractéristiques ornementales ; elle en diffère par un ombilic nettement moins ouvert, par des parallélogrammes latéro-ventraux parfois moins concaves, et par des côtes ventrales moins atténuées. *Heinzia hispanica* HYATT, 1903 a sa phase acméique au sommet de la Zone à *Coronites darsi*, alors que *Heinzia sayni* HYATT, 1903 a la sienne dans la partie inférieure de la zone qu'elle caractérise.

Bert et Delanoy [2001] ont créé une nouvelle espèce, *Heinzia vermeuleni* sp. nov. qui s'intègre dans le potentiel morphovariant de *Heinzia hispanica* HYATT, 1903 ; en effet, le travail de ces deux auteurs est en

grande partie issu, en ce qui concerne cette nouvelle espèce, de découvertes que j'ai effectuées au sommet de la Zone à *Coronites darsi* dans la coupe du Clos de Barral, Var (renseignements communiqués alors à D. Bert). Lors d'un travail en collaboration avec l'un des auteurs précités [Vermeulen et Bert, 1998 d], j'avais remarqué l'identité des spécimens que j'avais récoltés au Clos de Barral avec le spécimen n° AE 90 de la collection de D. Bert. Ces quelques spécimens, supposés appartenir à une nouvelle espèce, ancêtre direct de *Heinzia sayni* HYATT, 1903 [Vermeulen et Bert, 1998 d, p. 81] appartiennent en fait à une espèce mal connue des auteurs et peu décrite jusqu'à ce jour : *Heinzia hispanica* HYATT, 1903. Les études paléontologiques et stratigraphiques effectuées dans la localité type de *Heinzia hispanica* HYATT, 1903, la Sierra de Foncalent, Espagne, étaient cette mise en synonymie.

Origine et Devenir : *Heinzia hispanica* HYATT, 1903 est issue de *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856).

Elle est l'espèce mère de *Heinzia sayni* HYATT, 1903, et peut-être celle d'autres espèces affines à l'espèce fille. Les données actuelles ne permettent pas de savoir si toutes les espèces du groupe de *Heinzia sayni* HYATT, 1903 sont issues de *Heinzia hispanica* HYATT, 1903, ou si une partie de ces espèces est issue directement de *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856).

Aire de distribution : nous avons récolté *Heinzia hispanica* HYATT, 1903 dans le Sud-Est de la France et à la Sierra de Foncalent, Espagne. Un spécimen affine de la collection W. Kilian, Institut Dolomieu, Grenoble, a été récolté au Djebel Ouach, Algérie.

HEINZIA sayni HYATT, 1903

Pl. 47, fig. 5-14

Synonymie

- 1890 – *Pulchellia provincialis* D'ORBIGNY ; Sayn, p. 35, 36, Pl. I, fig. 16 ; Pl. II, fig. 7.
- 1903 – *Heinzia sayni* HYATT ; Hyatt, p. 130.
- ? 1912 – *Pulchellia (Heinzia) cirtae* nov. sp. ; Joleaud, p. 129, Pl. Ibis, fig. 45.
- ? 1937 – *Karstenia collinsi* n. sp. ; Roschen, p. 150, 151, Pl. III, fig. 9, 10.
- ? 1956 – *Heinzia (Carstenia) collinsi* ROSCHEN ; Bürgl, p. 84, 85, Pl. XXV, fig. 5.
- ? 1969 – *Heinzia (Carstenia) lindigii* (Karsten) ; Nagy, p. 208, Pl. I, fig. 6, 7.
- 1994 – *Pulchellia (Heinzia) provincialis* (D'ORBIGNY) ; Cecca, p. 61, 62, fig. 2, a, d, e.
- 1995 – *Heinzia provincialis* (d'Orbigny) ; Company et al., fig. 8, f.
- 1996a– *Heinzia (Heinzia) sayni* HYATT ; Vermeulen, Pl. 2, fig. 5, 6.

1997a– *Heinzia sayni* HYATT, 1903 ; Vermeulen, Pl. 3, fig. 6-9.

1998 – *Heinzia sayni* HYATT, 1903 ; Vermeulen et Bert, Pl. 1, fig. 1-3.

1999 – *Heinzia sayni* HYATT ; Avram, p. 21, Pl. II, fig. 14, 15.

1999 – *Heinzia provincialis* (D'ORBIGNY) ; Avram, Pl. II, fig. 17, 18.

? 1999 – *Heinzia provincialis* (D'ORBIGNY) ; Avram, Pl. II, fig. 16, 19, 20.

? 2001 – *Heinzia* gr. *vermeuleni* sp. nov. ; Bert et Delanoy, p. 69, Pl. 1, fig. 5 ; Pl. 2, fig. 4.

Lectotype : A. Hyatt en 1903 n'a pas désigné d'holotype. Le spécimen figuré par G. Sayn, Planche I, appartenant à la collection C. Heinz, doit être considéré comme perdu. Nous désignons comme lectotype le spécimen figuré par G. Sayn, Planche 2, qui est conservé dans la collection Sayn, à la Faculté des Sciences de Lyon.

Hypotypes : les spécimens n° 414185, 414530 et 414534, de notre collection.

Localité type : Barrémien du Djebel Ouach, Algérie.

Strate type : non précisée antérieurement. Cette espèce est fréquente à la base de la zone qu'elle caractérise, et notamment dans le banc n° 151/831 de la coupe du Clos de Barral près La Bastide, Var, que nous désignons comme strate type.

Répartition stratigraphique : *Heinzia sayni* HYATT, 1903 apparaît à la base de la zone qu'elle caractérise et, d'après nos récoltes, disparaît avant la SHMA de *Camereiceras limentinus*.

Matériel étudié : le moulage du lectotype n° M 15, Djebel Ouach, Algérie ; le spécimen n° 414535, banc n° 147-3/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence ; les spécimens n° 414183 et 414185, La Saurée, Alpes-Maritimes ; le spécimen n° 414530 du banc n° 150/831, les spécimens n° 414534 et 414663 du banc n° 151/831, coupe n° 831, le Clos de Barral, Var ; le spécimen n° 414151, du banc n° 27/FONC, coupe de la Sierra de Foncalent près Alicante, Espagne. Le moulage d'une empreinte n° M101 (leg G. Delanoy), observée dans un banc et associée à *Ancyloceras vandenheckii* ASTIER, 1851, La Grau près d'Angles, Alpes de Haute-Provence.

Diagnose : espèce à coquilles moyennement évolutées, à ombilic ouvert, à flancs convexes et à région ventrale concave. La costulation s'agence préférentiellement en côtes principales et côtes intercalaires et les bifurcations des côtes sont peu fréquentes. Les côtes principales, plus ou moins larges selon la robustesse des individus, sont très vigoureuses sur la moitié interne des flancs ; ces renforcements des côtes peuvent être tuberculés, notamment chez les spécimens du morphotype robuste.

Les côtes intercalaires naissent principalement sur le tiers médian des flancs et sont semblables aux côtes principales sur le tiers externe des flancs. Dans la région latéro-ventrale, toutes les côtes sont ornées de tubercules bien délimités, plus ou moins vigoureux selon les individus, qui s'expriment dès le stade juvénile, à des hauteurs de tour variables selon les spécimens. Ces tubercules latéro-ventraux possèdent des parallélogrammes latéro-ventraux concaves, à arêtes ventrales aiguës [Vermeulen, 1980 a, p. 11], dont la concavité bien marquée constitue un sillon spiral discontinu. Les structures latérales sont proéminentes mais leurs limites ne sont pas encore anguleuses.

Au stade adulte tardif, les côtes deviennent plus fines et plus flexueuses et prennent l'aspect de celles des *Coronites* adultes, sans être toutefois orientées aussi fortement dans un sens spiral ou sub-spiral. Les tubercules latéro-ventraux disparaissent à ce stade. Entre les tubercules, le ventre concave est lisse, ou traversé par des côtes très fortement atténuées.

La paroi péri-ombilicale est abrupte près de la suture ombilicale ; elle s'incline ensuite régulièrement et devient convexe ; elle se raccorde ainsi progressivement, sans limite marquée, au reste des flancs.

La ligne de suture n'a pas été étudiée.

Mensurations

N°	D	H	E	O	NE	100 E/H	100 O/H
414183	19,5	10	7,8	/	15	78	/
414185	25,2	11,5	9,3	5,4	14	80,1	47
414530	22,2	10,9	8,4	4,4	10	77,1	40,4
414534	15,4	7,6	5,6	3	15	73,7	39,5
414151a	33,4	14,9	16	8,3	10	107,4	55,7
414151	45,4	20,3	20,2	11,9	15	99,5	58,6

Description : spécimen n° 414185 ; spécimen moyennement évolue, dont les tours antérieurs au dernier sont visibles dans l'ombilic sur le tiers interne des flancs environ. La section transversale des tours est plus haute que large et les flancs sont régulièrement arrondis. Dans sa partie médiane, le flanc gauche est usé sur environ un demi-tour. Sur ce flanc gauche, les tours antérieurs au dernier tour montrent une paroi péri-ombilicale abrupte, peu élevée, qui se raccorde progressivement aux flancs.

De 6,2 mm à 11,4 mm de hauteur de tour, l'ornementation est constituée :

- de côtes principales naissant indépendantes à la limite extérieure de la paroi péri-ombilicale ;
- de côtes intercalaires dont le nombre, entre deux côtes principales, varie de zéro à deux ;
- d'une côte primaire, bifurquant en deux côtes secondaires à la mi-flanc.

Les côtes principales se renforcent rapidement sur la moitié interne des flancs pour former des élévations allongées, étroites, parfois sub-tuberculeuses et de direction radiale. Sur la moitié externe des flancs la vigueur

des côtes principales s'atténue et elles sont aussi très légèrement concaves vers l'avant. Dans la région latéro-ventrale, chaque côte principale prend une direction proverse et se renforce en formant un tubercule sublosangique, allongé, concave dans le sens de l'allongement et de direction proverse. Ce tubercule est délimité par :

- un relief interne, légèrement allongé dans le sens spiral, équivalent de la structure latérale des *Gerhardtia* [Vermeulen, 1980], mais où les arêtes interne et latérales ne sont pas différenciées ;
- une arête ventrale de direction spirale ;
- une arête antérieure généralement bien exprimée ;
- une arête postérieure moins élevée, très souvent moins exprimée que l'arête antérieure.

Sur les flancs, les côtes intercalaires naissent à des hauteurs variables, généralement vers la mi-flanc. Sur la moitié externe des flancs, elles acquièrent un port identique à celui des côtes principales.

La côte primaire bifurquée est une exception ornementale. La vigueur de cet ornement est moindre que celle des autres côtes mais, dans la région latéro-ventrale, l'uniformité ornementale est rétablie. Jusqu'à cette côte, correspondant à un diamètre de 24 mm, il y a 14 tubercules latéro-ventraux identiques sur le pourtour du spécimen.

Entre 11,4 mm de hauteur de tour et l'ouverture, les tubercules latéro-ventraux disparaissent. Les côtes deviennent plus fines mais restent bien en relief ; proverses dans la région latéro-ventrale, elles y prennent un port coronitifforme. Cette ornementation caractérise le stade adulte.

À tous les stades observés la région ventrale, délimitée par les arêtes ventrales, est concave et les retombées ventrales des côtes, abruptes et très proverses, disparaissent lorsqu'elles atteignent la région siphonale.

Variabilité intraspécifique : les quelques spécimens de notre collection et ceux observés dans d'autres collections, montrent que les morphotypes robuste, gracile et médian sont réalisés chez cette espèce et que les variations, à l'intérieur de chaque morphotype, sont semblables à celles observées chez les autres espèces du genre *Heinzia* SAYN, 1890.

Les spécimens du morphotype gracile sont ornés de côtes nombreuses, à tubercules latéro-ventraux généralement peu vigoureux, allongés dans le sens des côtes.

Les spécimens du morphotype robuste ont une section aperturale large et des côtes vigoureuses et peu nombreuses aux stades jeune et adulte. Les côtes principales, très en relief vers le haut de la moitié interne des flancs, y sont sub-tuberculées ou tuberculées. Les tubercules latéro-ventraux sont vigoureux et les structures latérales, fortement proéminentes, peuvent être remplacées par des clavis subcarénés. Ces spécimens du morphotype robuste ont aussi une concavité ventrale plus marquée que celle des spécimens des autres morphotypes conspécifiques.

Par leurs côtes principales peu larges et espacées, les spécimens du morphotype médian sont plus proches de ceux du morphotype gracile que de ceux du morphotype robuste.

Chez tous les spécimens étudiés, les côtes sur le ventre sont effacées ou très fortement atténuées.

Affinités et différences : *Heinzia sayni* HYATT, 1903 a longtemps été confondue avec *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850) ; elle s'en rapproche par sa tuberculation latéro-ventrale, par son ombilic ouvert et par son ventre concave. Elle s'en distingue par une taille adulte moyenne nettement plus petite, par un ombilic relativement plus large, par une section des tours moins élancée, par des côtes internes moins souvent bifurquées et par une disposition costale s'agencant préférentiellement en côtes principales et côtes intercalaires. Les structures latérales sont moins différenciées et le ventre concave n'est pas surcreusé par un sillon siphonal étroit et bien délimité. *Heinzia sayni* HYATT, 1903 présente de grandes affinités, par ses côtes pseudo-hoplitiformes, avec *Heinzia hoplitiformis* (SAYN, 1890) ; elle en diffère par des côtes plus régulièrement distribuées et par des ornements latéro-ventraux plus vigoureux.

Heinzia sayni HYATT, 1903 est proche de *Heinzia hispanica* HYATT, 1903 par ses ornements ; elle en diffère par un ombilic bien plus ouvert, par des parallélogrammes latéro-ventraux régulièrement concaves et par des côtes ventrales effacées ou plus atténuées sur le ventre. *Heinzia sayni* HYATT, 1903 a sa phase acméique dans la partie inférieure de la zone qu'elle caractérise, alors que *Heinzia hispanica* HYATT, 1903 a la sienne au sommet de la Zone à *Coronites darsi*.

Origine et devenir : *Heinzia hispanica* HYATT, 1903 est l'ancêtre direct de *Heinzia sayni* HYATT, 1903.

Il n'est pas connu actuellement d'espèce fille certaine de *Heinzia sayni* HYATT, 1903.

Aire de distribution : nous avons récolté des spécimens de cette espèce dans la région d'Alicante, Espagne et dans le Sud-Est de la France. Nous avons observé des spécimens d'Algérie et du Maroc. Des spécimens ont été figurés d'Espagne [Company *et al.*, 1995] et d'Italie [Cecca, 1994]. Aucun exemplaire colombien conspécifique n'a jamais été figuré.

HEINZIA cf. hoplitiformis (SAYN, 1890)

Pl. 47, fig. 15, 16

Synonymie

? 1890b – *Pulch. hoplitoides* ; Sayn, p. 2.

? 1890c – *Pulchellia hoplitiformis* nov. sp. ; Sayn, p. 32, 33, Pl. II, fig. 4.

Holotype : par monotypie le spécimen de la collection C. Heinz décrit et figuré par G. Sayn, sans doute perdu.

Dénomination : pour sa costulation rappelant celle des espèces du genre *Hoplites* NEUMAYR, 1875.

Localité type : Djebel Ouach près Constantine, Algérie.

Strate type : non précisée actuellement.

Répartition stratigraphique : cette espèce est probablement cantonnée dans la Zone à *Heinzia sayni*.

Matériel étudié : le spécimen n° 414640, récolté dans un bloc provenant d'un banc de l'intervalle 151/831-156/831 de la coupe du Clos de Barral, Var.

Mensurations

N°	D	H	E	NE	O	100 E/H	100 O/H
holotype	18	8	7	16	4	87,5	50
414640	29,6	12,9	11,2	20	7	86,8	54,3

Diagnose : le seul spécimen de notre collection ne nous permet pas d'établir une diagnose précise. Nous renvoyons à la courte description originale qui, dans l'attente d'un matériel plus abondant, peut servir de diagnose provisoire [Sayn, 1890, p. 32 *pro parte*] : « coquille comprimée, tours plus hauts que larges, s'enroulant rapidement, médiocrement arrondis, visibles dans l'ombilic sur un tiers environ de leur largeur. Flancs ornés de côtes nombreuses, trente environ vers la région siphonale du dernier tour, relativement fines et serrées, peu saillantes et presque droites, quelques-unes sont simples, mais la plupart se bifurquent vers le tiers interne des flancs ; on remarque aussi quelques côtes intercalées n'atteignant pas l'ombilic ; toutes ces côtes sont légèrement tronquées en arrivant au bord de la région siphonale ; celle-ci présente une bande lisse assez large, dominée par l'extrémité des côtes. Ombilic assez étroit, paroi ombilicale arrondie ; ouverture un peu plus haute que large, ovale, tronquée en haut, échancrée en bas par le retour de la spire. »

Ligne de suture à lobes peu découpés et à première selle latérale large et peu découpée.

Description : spécimen n° 414460 ; spécimen moyennement évolue, conservé sur un peu plus du dernier demi-tour et observable à partir d'une hauteur de tour de 9,5 mm environ.

À ce stade, et jusqu'à une hauteur de tour de 11mm, l'ornementation est constituée de côtes étroites, légèrement flexueuses et bien en relief qui sont très vigoureuses jusque vers la mi-flanc. Sur le flanc gauche, elles bifurquent entre le haut du tiers interne des flancs et la mi-flanc, alors que sur le flanc droit elles s'agencent en côtes principales et en côtes intercalaires. Ces côtes intercalaires naissent vers la mi-flanc et deviennent rapidement semblables aux côtes principales. Vers la base du quart externe des flancs elles deviennent plus proverses et elles y sont ornées d'un tout petit tubercule, discret et sub-épineux. À partir de ce petit tubercule, leur direction proverse s'accroît jusqu'au bord ventral

où elle s'élèvent pour former une très légère protubérance. Les retombées ventrales s'interrompent au bord de la région siphonale lisse.

Le stade suivant, jusqu'à l'ouverture, est caractérisé sur les deux flancs par une costulation constituée de côtes primaires très espacées, le plus souvent bifurquées dans le tiers médian ou au sommet du tiers inférieur des flancs. Les côtes secondaires ainsi formées sont séparées, deux par deux, par une côte intercalaire. Les côtes primaires naissent vers la base des flancs et deviennent rapidement très vigoureuses, jusqu'aux points de bifurcation. Chaque côte secondaire diminue de vigueur, du point de bifurcation jusqu'à un tubercule situé vers la base du quart externe des flancs. Avec l'âge, ce tubercule prend une forme sub-quadrangulaire, caractérisant ainsi son équivalence avec la structure latérale des autres espèces congénériques. Les côtes intercalaires, naissant vers la mi-flanc, deviennent très rapidement semblables aux côtes secondaires, et les structures latérales y sont similaires. Sur toutes les côtes externes, les équivalents des parallélogrammes latéro-ventraux très allongés, ont l'aspect de côtes simples, vigoureuses, faiblement convexes vers l'avant et très proverses ; ils sont limités, au bord de la région ventrale, par une faible nodosité mousse, présentant parfois une ébauche de pincement. Sur le ventre, les retombées ventrales des côtes, d'abord peu inclinées, deviennent très rapidement et fortement pentues en approchant de la bande siphonale lisse, au bord de laquelle elles s'interrompent. Les structures latérales et les nodosités mousses s'estompent vers l'ouverture, annonçant ainsi la proximité du stade adulte tardif.

À tous les stades observés, le ventre est concave et les retombées ventrales des côtes dominent une bande siphonale lisse, plus profonde que les sillons intercostaux.

Les tours antérieurs ne sont pas visibles dans l'ombilic, obstrué partiellement par la gangue. La paroi péri-ombilicale semble abrupte et se raccorde progressivement au reste des flancs.

La ligne de suture n'est pas observable.

Affinités et différences : *Heinzia* cf. *hoplitiformis* (SAYN, 1890) est proche de *Heinzia sayni* HYATT, 1903 par ses côtes renforcées sur la moitié interne des flancs, et s'agençant principalement, au stade adulte, en côtes principales et en côtes intercalaires, par son ventre concave et par son ombilic moyennement ouvert ; elle en diffère par des structures périphériques beaucoup plus allongées, discrètes et ne possédant pas d'arêtes délimitant les structures latérales et les parallélogrammes latéro-ventraux ; elle en diffère aussi par ses côtes régulièrement plus fines et par une bande siphonale lisse bordée par des retombées ventrales à tendance coronitiforme.

Heinzia cf. *hoplitiformis* (SAYN, 1890) ressemble aux espèces du genre *Coronites* HYATT, 1903, par son ombilic ouvert et par ses côtes prenant un aspect

coronitiforme sur le ventre. Elle en diffère par ses côtes très vigoureuses sur la moitié interne des flancs, s'agençant principalement, au stade adulte, en côtes principales et en côtes intercalaires ; elle en diffère également par l'existence de structures latérales sub-tuberculiformes se développant au stade adulte et par des élévations subtuberculiformes marquant la limite externe de l'équivalent des parallélogrammes latéro-ventraux, communs aux autres espèces du genre *Heinzia* SAYN, 1890.

Le spécimen décrit par G. Sayn est conservé jusqu'à une hauteur de tour correspondant à peu près à la plus petite hauteur de tour observable de notre spécimen. Les petits tubercules, discrets et sub-épineux, ainsi que les légères protubérances observées sur la partie la plus jeune de notre spécimen pourraient être encore plus discrets, voire absents pour un âge plus jeune, correspondant à celui du spécimen décrit par G. Sayn et expliqueraient peut-être leur non observation dans l'étude originale. Les caractères qui nous ont fait attribuer notre spécimen à *Heinzia hoplitiformis* (SAYN, 1890) sont [Sayn, 1890, p. 32, 33] :

– « côtes fines et serrées la plupart se bifurquent vers le tiers interne des flancs » ;

– « côtes légèrement tronquées en arrivant au bord de la région siphonale ; celle-ci présente une bande lisse assez large, dominée par l'extrémité des côtes » ;

– « sa costulation lui donne un peu l'aspect de certains hoplites ».

Origine et devenir : *Heinzia* cf. *hoplitiformis* (SAYN, 1890) pourrait être issue de *Heinzia sayni* HYATT, 1903. Elle ne semble pas avoir donné de descendance.

3.6. Genre *PULCHELLIA* UHLIG, 1882 *emend.*

Générotype : *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1838).

Diagnose : genre constitué d'espèces à coquilles fortement involutes, à côtes larges, flexueuses et plates. Le ventre concave est délimité, au niveau des côtes, par des arêtes ventrales aiguës, formant une carène longitudinale discontinue. L'ombilic est très petit à sub-punctiforme. La paroi péri-ombilicale est abrupte et elle se raccorde progressivement au reste des flancs.

Au vu des lignes de suture figurées par les auteurs [d'Orbigny, 1842 ; Gerhardt, 1897 ; Bürgli, 1956], le lobe siphonal, de largeur et de profondeur variable selon les spécimens, est divisé à sa base en deux parties par une selle siphonale de forme plus ou moins sub-triangulaire. La première selle latérale, très large et massive, est divisée à son sommet en deux parties dyssymétriques par un lobule étroit à terminaison trifide. Les autres selles, à l'exception de la selle siphonale, sont également divisées à leur sommet par un lobule dont la profondeur et les indentations diminuent en allant vers l'ombilic. Le lobe latéral, à peu près aussi large que la

deuxième selle latérale, est peu profond et a une terminaison généralement impaire et dyssymétrique.

Contenu sous-générique : les sous-genres typologiques *Nicklesiella* BÜRL, 1956, *Semipulchellia* BÜRL, 1956, *Caicedia* BÜRL, 1956, *Pulchellia sensu* Bürgl, 1956 et *Hettneria* BÜRL, 1956 ont été antérieurement proposés par Bürgl [1956, p. 55-74].

– Le sous-genre *Nicklesiella* BÜRL, 1956 regroupe les espèces *Nicklesiella leivaensis* BÜRL, 1956 et *Nicklesiella pseudokarsteni* BÜRL, 1956. Ces deux espèces, différenciées seulement par leur nombre de côtes sur le dernier tour, sont synonymes. Leur involution et leur ornementation les rapprochent fortement des espèces du sous-genre *Semipulchellia* BÜRL, 1956 ; ces deux sous-genres sont donc probablement synonymes.

– Le sous-genre *Semipulchellia* BÜRL, 1956 ne comprend que son générotype [Bürgl, 1956, p. 57] *Semipulchellia communis* BÜRL, 1956, dont *Semipulchellia robusta* BÜRL, 1956 et *Semipulchellia elegans* BÜRL, 1956 ne représentent respectivement que les morphotypes robuste et gracile.

Les espèces *H. leivaensis* (BÜRL, 1956) et *H. communis* (BÜRL, 1956), qui matérialisent l'évolution morphologique primitive marquant la séparation des genres *Nicklesia* HYATT, 1903 et *Heinzia* SAYN, 1890, appartiennent au genre *Heinzia* SAYN, 1890.

Remarque : malgré plusieurs demandes auprès de P. Patarroyo-Gama, qui a étudié les PULCHELLIIDAE de Colombie, nous n'avons pas pu obtenir les moulages des holotypes de *Heinzia leivaensis* BÜRL, 1956 et *Heinzia communis* BÜRL, 1956. Dans l'attente de l'examen de ces moulages, nous considérons, avec un léger doute, *Heinzia leivaensis* BÜRL, 1956 et *Heinzia communis* BÜRL, 1956 comme des espèces synonymes.

– *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856) a été choisie par H. Bürgl [1956, p. 66] comme générotype du sous-genre *Caicedia* BÜRL, 1956. Nous avons montré [Vermeulen, 1996 c; 1997 a; Vermeulen et Bert, 1998] que *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856) est issue de *Heinzia communis* (BÜRL, 1956) et qu'elle est l'espèce mère de *Heinzia sayni* HYATT, 1903 ; elle doit donc être classée dans le genre *Heinzia* SAYN, 1890 dans sa conception phylétique actuelle, ce qui entraîne de fait la non validité des taxa subgénériques, et générique, *Caicedia* BÜRL, 1956.

– *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1838) générotype du genre *Pulchellia* UHLIG, 1882 et *Pulchellia selecta* GERHARDT, 1897, désignée par Bürgl [1956, p. 70] comme espèce type du sous-genre *Hettneria* BÜRL, 1956 ne diffèrent, selon H. Bürgl, que par la largeur de leur ventre et par la forme de la partie externe des flancs, convexe chez *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1839) et concave chez *Pulchellia selecta* GERHARDT, 1897 [Bürgl, 1956, p. 71]. La partie externe des flancs de l'holotype de *Pulchellia selecta* GERHARDT, 1897, figurée par son créateur [Gerhardt, 1897, Pl. III, fig. 2b] est convexe, contrairement à ce qu'affirme H. Bürgl.

Ces différences morphologiques sont habituellement de rang intraspécifique chez les PULCHELLIIDAE ; nous les considérons nettement insuffisantes pour séparer ces deux espèces et elles sont si peu importantes taxinomiquement qu'elles justifient encore moins une distinction de rang sub-générique.

Tout ces faits et remarques permettent de comprendre le genre *Pulchellia* UHLIG, 1882, sans divisions subgénériques, dans une acception phylétique cohérente, qui regroupe des espèces à coquilles involutes, essentiellement atuberculées, où le caractère récessif de l'expression des tubercules latéro-externe est souvent caractérisé par de simples reliefs, mousses et peu distincts, ou parfois par des tubercules latéro-externes peu vigoureux exprimés seulement au stade jeune costulé, s'atténuant et disparaissant rapidement au stade adulte.

Contenu spécifique : tel qu'il est conçu dans ce travail, le genre *Pulchellia* UHLIG, 1882 regroupe les espèces *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1838), *Pulchellia fasciata* (GERHARDT, 1897), *Pulchellia riedeli* BÜRL, 1956, *Pulchellia leai* (FORBES, 1845) (= *Pulchellia bogotensis* FORBES, 1845 = ? *Pulchellia* (*Pulchellia*) *radians* BÜRL, 1956).

Origine et devenir : le genre *Pulchellia* UHLIG, 1882 semble directement issu du genre *Nicklesia* HYATT, 1903. L'existence d'espèces affines à tuberculation récessive nous permet d'émettre les différentes hypothèses suivantes :

a – les espèces à tuberculation récessive fantomatique peuvent correspondre à un stock d'individus n'ayant pas encore complètement éliminé les tubercules latéro-externes de leur expression ornementale ; elles appartiennent cependant au genre *Pulchellia* UHLIG, 1882, voire à *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1838), par la tendance atuberculée qu'elles expriment. Cette expression marquerait la réalité d'un lien « récessif ou résiduel » entre les lignées représentées par les genres *Heinzia* SAYN, 1890 et *Pulchellia* UHLIG, 1882 ;

b – les espèces à tuberculation récessive matérialisent une lignée distincte, morphologiquement intermédiaire entre celles des genres *Heinzia* SAYN, 1890 et *Pulchellia* UHLIG, 1882 ;

c – les espèces à tuberculation récessive sont tout simplement des témoins de la parenté directe entre *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856), ou *Heinzia communis* (BÜRL, 1956), et *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1838).

d – *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1838) n'est qu'une sous-espèce géographique à tendance atuberculée de *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856), ou *Heinzia communis* (BÜRL, 1956).

La réponse au problème de la détermination de la position phylétique de *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1838) et des espèces congénériques nécessite des recherches paléontologiques importantes en Colombie, qui, pour être crédibles, devront être étayées par une

analyse stratigraphique très fine de la répartition des différentes espèces typologiques anciennes.

Dans l'attente de ces travaux, nous adopterons le schéma évolutif suivant : à partir de *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841) s'individualisent les *Heinzia* primitives, représentées par *Heinzia communis* (BÜRGL, 1956), qui apparaît dans la SHA de *Holcodiscus caillaudianus*. Pendant cette différenciation, s'individualise également, dans l'environnement andin, une population chez laquelle est inhibée l'expression ornementale des tubercules latéro-ventraux et qui sera ultérieurement représentée par *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1838), laquelle, par ses arêtes ventrales fortement pincées et tranchantes, correspond à un stade évolutif plus proche de celui de *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856) que de celui de *Heinzia communis* (BÜRGL, 1956). Une conséquence importante du schéma évolutif que nous proposons est que des spécimens affines à *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1838) peuvent exister avant la SHMA de *Heinzia communis* (BÜRGL, 1956).

Le genre *Pulchellia* UHLIG, 1882 est à l'origine du genre *Gerhardtia* HYATT, 1903 ; cette parenté, compte tenu d'une succession de type anagénétique, pourrait entraîner une synonymie mineure du genre *Gerhardtia* HYATT, 1903 par rapport au genre *Pulchellia* UHLIG, 1882. Dans l'attente de données suffisantes et précises pour pouvoir caractériser en détail cette évolution, nous maintenons le genre *Gerhardtia* HYATT, 1903.

Répartition stratigraphique : les travaux de biostratigraphie fine sur le Barrémien de Colombie restent à faire ; selon H. Bürgl, le genre *Pulchellia* UHLIG, 1882, tel qu'il est compris ici, se répartit dans le Barrémien moyen bas et le Barrémien moyen haut [Bürgl, 1956, p. 22]. Plus récemment, le genre *Pulchellia* UHLIG, 1882 a été localisé strictement dans le Barrémien 3 de Mann *et al.* [1994], qui est l'équivalent du Barrémien moyen bas de H. Bürgl. Ces derniers résultats, plus précis que ceux de H. Bürgl sont en conformité avec les nôtres et montrent que les espèces involutes de PULCHELLIIDAE, et en particulier celles du genre *Pulchellia* UHLIG, 1882, sont toujours stratigraphiquement subordonnées aux espèces à ombilic ouvert du genre *Gerhardtia* HYATT, 1903. Cette nouvelle répartition stratigraphique du genre *Pulchellia* UHLIG, 1882, tel qu'il est conçu dans notre travail, nous permet de situer son extension stratigraphique de la partie supérieure de la Zone à *Kotetishvilia compressissima*, Sous-Zone à *Subtorcapella defayi*, jusqu'à la SHMA de *Heinzia caicedi*, dans la Zone à *Coronites darsi*.

Affinités et différences : les espèces du genre *Pulchellia* UHLIG, 1882 sont proches de celles du genre *Heinzia* SAYN, 1890 par leur forte involution, leurs côtes larges et plates et leurs ancêtres communs ; elles en diffèrent par la non expression, ou l'aspect « fantomatique » des tubercules latéro-externes.

Les espèces du genre *Pulchellia* UHLIG, 1882 diffèrent des espèces du genre *Nicklesia* HYATT, 1903

par leur ventre fortement concave, délimité par des arêtes costales aiguës et par un nombre beaucoup plus faible de côtes bifurquées, lesquelles sont totalement absentes sur certains spécimens observés.

Les espèces du genre *Pulchellia* UHLIG, 1882 diffèrent de celles du genre *Gerhardtia* HYATT, 1903 par leur ombilic fermé et par leur région ventrale qui n'est jamais surcreusée par un sillon siphonal ; elles en diffèrent aussi par l'absence quasi-systématique des tubercules latéro-externes, bien exprimés et parfois vigoureux, de certaines espèces du genre *Gerhardtia* HYATT, 1903.

PULCHELLIA galeata (VON BUCH, 1838)

Pl. 43, fig. 6-10 ; Pl. 44, fig. 4-6

Synonymie

- 1838 – *Ammonites galeatus* ; von Buch, p. 12, n° 10, Pl. II, fig. 20.
- 1842 – *Ammonites galeatus* de Buch ; d'Orbigny, p. 37-40, Pl. II, fig. 3-7.
- non 1860 – *Ammonites galeatus* von Buch 1838 ; Ooster, p. 122, 123, Pl. 24, fig. 16, 17.
- 1897 – *Pulchellia compressissima* D'ORB. ; Gerhardt, p. 140-142, Pl. III, fig. 1.
- 1897 – *Pulchellia selecta* n. sp. ; Gerhardt, p. 142-144, Pl. III, fig. 2.
- 1897 – *Pulchellia hettneri* n. sp. ; Gerhardt, p. 144, 145, Pl. III, fig. 3.
- 1903 – *Pulchellia columbiana* ; Hyatt, p. 142.
- 1924 – *Pulchellia selecta* Gerhardt ; Collet, p. 490, Pl. XV, fig. 9, 10.
- 1937 – *Pulchellia* aff. *fasciata* GERH. ; Riedel, p. 69, 70, Pl. 11, fig. 10-12.
- 1937 – *Pulchellia multicostata* n. sp. ; Riedel, p. 68, 69, Pl. 11, fig. 21, 22.
- 1937 – *Pulchellia* aff. *hettneri* GERH. ; Riedel, p. 72, 73, Pl. 11, fig. 23, 24.
- non 1939 – *Pulchellia galeata* von Buch ; Roschen, p. 120, 121, Pl. VII, fig. 9 ; Pl. VIII, fig. 5, 6.
- non 1939 – *Pulchellia galeata* var. *semicostatum* n. var. ; Roschen, p. 121, Pl. III, fig. 7, 8.
- 1956 – *Pulchellia (Pulchellia) galeata galeata* (VON BUCH) ; Bürgl, p. 63, Pl. XIII, fig. 3-6.
- 1956 – *Pulchellia (Pulchellia) multicostata* RIEDEL ; Bürgl, p. 63, 64, Pl. XIII, fig. 11-13.
- 1956 – *Pulchellia (Hettneria) selecta* GERHARDT ; Bürgl, p. 70, 71, Pl. II, fig. 10 ; Pl. IV, fig. 4 ; Pl. XV, fig. 3-7 ; Pl. XVI, fig. 1.
- 1956 – *Pulchellia (Hettneria) hettneri* GERHARDT ; Bürgl, p. 72, 73, Pl. XVI, fig. 2, 3, 5.

1956 – *Pulchellia (Hettneria) orbignyi* n. sp. ; Bürgl, p. 73, 74, Pl. XVI, fig. 4.

1957 – *Pulchellia (Pulchellia) galeata galeata* (Von Buch) ; Bürgl, p. 133, Pl. V, fig. 4.

1957 – *P. galeata* (BUCH) ; Arkell, Kummel et Wright in MOORE, p. L 382, L383, fig. 500, 5 a, c.

1958 – *Pulchellia galeata* (D'ORB.) ; Luppov et Drutshchitz, Pl. XLIX, fig. 10.

non 1970 – *Pulchellia galeata* Buch ; Kotetishvili, p. 88, 89, Pl. XV, fig. 7.

non 1980 – *Pulchellia galeata* Buch ; Kotetishvili, p. 44-46, Pl. I, fig. 1, 2.

non 1989 – *Pulchellia galeata* (BUCH) ; Kotetishvili, p. 546-547, fig. 2, G, H.

1996 – *P. (P.) galeata* (BUCH) ; Wright, Callomon et Howarth, p. 111, p. 113, fig. 86, 1 a, b.

1996 – *P. (P.) orbignyi* BÜRGEL ; Wright, Callomon et Howarth, p. 111, p. 113, fig. 86, 1 e, g.

non 1999 – *Pulchellia galeata* (VON BUCH) ; Patarroyo Gama, Pl.6, fig. 10-12.

? 2000 – *Pulchellia galeata* (VON BUCH) ; Patarroyo Gama, Pl.1, fig. 5, 6.

Holotype : le spécimen décrit et figuré par L. von Buch [1838, p. 12, n° 10, Pl. II, fig. 20]. Celui-ci, qui devait être déposé au Muséum d'Histoire Naturelle de Berlin, n'a pas été retrouvé [Patarroyo Gama, 1999, p. 69].

Néotype : nous désignons comme néotype, le spécimen n° ID 3194 (= G. 20-1), de la collection M. Breistroffer, Institut Dolomieu, récolté par Gansser à la Loma de la Manita, Colombie.

Hypotype : nous désignons comme hypotype, le spécimen n° 414066 de notre collection, de Leiva, Colombie.

Dénomination : probablement du latin *galea* (casque).

Localité type : non désignée à l'origine. Nous désignons la localité de la Loma de la Manita, Colombie, comme localité type.

Strate type : non encore désignée.

Répartition stratigraphique : inconnue de façon précise. *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1838) est située dans un intervalle stratigraphique s'étendant, au plus, de la Zone à *Kotetishvilia compressissima*, dans la SHMA de *Heinzia communis*, jusqu'à la Zone à *Coronites darsi*, dans la SHMA de *Heinzia caicedi*. Nous ne pouvons malheureusement pas tenir compte des positions stratigraphiques indiquées par Patarroyo Gama [1999, p. 101, 103, 105] car, même si elles correspondent à peu près à celles que nous estimons, *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1838) est mal appréhendée par l'auteur colombien [Patarroyo Gama, 2000c, p. 162, Pl. I, fig. 5, 6] qui y classe des spécimens, bien

tuberculés latéro-ventralement, appartenant au genre *Heinzia* SAYN, 1890.

Matériel étudié : les spécimens n° 414063, 414066 et 414071 de la région de Leiva, Colombie ; le spécimen n° 5368B de Santa Fé de Bogota, collection A. d'Orbigny ; le néotype n° ID 3194 et le spécimen n° ID 3195, de la Loma de la Manita, Colombie, collection M. Breistroffer.

Mensurations

Réf. ou n°	D	H	E	NE	100E/H
MGN 22	36,1	20,6	12,2	14	59,2
MGN 288	37,8	20,8	13,2	19	63,5
MGN 1567	26,8	14,7	10,5	/	71,4
HB 243/1	59,8	34,1	17,9	12	52,5
HB 243/2					
in H. Bürgl	48,7	26,5	19	11	71,7
in P. Gama	40,4	22,9	17,2	11	75,1
Orb. 1842	82	46	26	9	56,5
Gerh. p.145	50	27	17,5	12	64,8
414063	41,4	22,4	15,7	8	70,1
414066	43,5	24,4	15,5	12	63,5
414071	42,3	23	/	13	/
ID 3194	41	23,3	16,9	11	72,5
ID 3195	39,9	22	15,5	10	70,4

MGN : collection Musée Géologique National de Bogota, Colombie ; HB : collection H. Bürgl.

MGN 22 : *Pulchellia* aff. *fasciata* GERH., in Riedel, 1937 ; MGN 288 : *Pulchellia multicostata* n. sp. in Riedel, 1937 ; MGN 1567 : *Pulchellia (Pulchellia) galeata* (VON BUCH) in Bürgl, 1956.

HB 243/1 : *Pulchellia (Hettneria) hettneri* GERHARDT, in Bürgl, 1956 ; HB 243/2 : *Pulchellia (Hettneria) selecta* GERHARDT, in Bürgl, 1956.

Diagnose : espèce à coquille fortement involute, à section transversale des tours plus haute que large, tronquée par la concavité du ventre, à flancs convexes sur toute leur hauteur, ou convexes sur la moitié interne et faiblement concaves sur la moitié externe. Des côtes larges, flexueuses et plates, naissent sur les flancs à des hauteurs variables, entre la base des flancs et le tiers médian des flancs ; elles s'élargissent progressivement, de leur point de naissance jusqu'aux arêtes costales ventrales où elles s'élèvent fortement et donnent ainsi un profil à pourtour crénelé. Elles sont très atténuées sur le ventre, et le font onduler longitudinalement de plus en plus fortement, du stade juvénile costulé au stade adulte. Les sillons intercostaux s'atténuent fortement sur les bords du ventre et s'interrompent sur la ligne siphonale au stade juvénile costulé. Au début du stade adulte, ils traversent tout le ventre et deviennent de plus en plus profonds jusqu'à ne plus être atténués, puis ils s'atténuent de nouveau sur le ventre vers la fin du stade

adulte, jusqu'au stade adulte tardif. Le ventre concave est délimité, au niveau des côtes, par les arêtes costales ventrales aiguës, qui deviennent moins aiguës et moins proéminentes au stade adulte tardif et qui forment, à tous les stades ornés, deux carènes longitudinales discontinues. L'ombilic est très petit. La paroi péri-ombilicale abrupte se raccorde progressivement au reste des flancs, puis vers la fin du stade adulte et au début du stade adulte tardif, par un coude arrondi. Le ventre, toujours concave aux stades ornés, est plus ou moins large et délimité latéralement par les arêtes costales ventrales.

Description : néotype, n° ID 3194 (G-20-1 in collection M. Breistroffer) ; spécimen quasi-totalement à l'état de moule interne, observable sur tout le dernier tour à partir d'une hauteur de tour de 10 mm et dont une partie du flanc gauche et du bord ventral sont absentes, sur environ un tiers de tour, entre 15 mm et 20 mm de hauteur de tour. La spire est très involute et les flancs sont convexes. La section transversale des tours, plus haute que large, présente un maximum de largeur situé vers le haut du tiers interne des flancs ; elle est tronquée à son sommet par un ventre concave, assez large, dominé sur ses bords par des arêtes costales ventrales aiguës. La partie la plus interne des flancs, occupant presque tout le tiers interne, est en forme d'entonnoir très évasé, à surface convexe dans le sens radial

De 10 mm de hauteur de tour et jusqu'à 14,9 mm, les flancs sont presque lisses dans leur tiers interne. Un sillon spiral très étroit, très peu profond, qui correspond probablement à une empreinte d'insertion musculaire, est situé vers la mi-flanc. Les côtes, larges et plates, naissent très progressivement vers le haut du tiers interne des flancs ; elles s'expriment bien vers le milieu des flancs d'où elles prennent une direction faiblement rétroverse. Elles s'incurvent vers l'avant dans le tiers externe des flancs où leur vigueur augmente rapidement et, aux abords du ventre, elles prennent une direction nettement proverse, jusqu'aux arêtes ventrales. En traversant le ventre, faiblement concave, elles sont très atténuées et y forment un sinus proverse.

De 14,9 mm de hauteur de tour et jusqu'à 18 mm, la partie la plus interne des flancs, correspondant à presque tout le tiers interne, est en forme d'entonnoir très évasé, à surface convexe dans le sens radial ; l'ornementation y est exprimée sous forme de stries fines peu visibles et de côtes larges et mousses, également peu visibles, faiblement concaves vers l'avant et de direction proverse. Les côtes, mousses, larges et plates, apparaissent juste avant le sillon spiral. À partir de ce sillon et jusqu'au bord du ventre, elles s'élargissent et augmentent de vigueur progressivement. Au-delà du sillon spiral, leur direction est radiale à faiblement rétroverse, puis elles s'infléchissent ensuite rapidement en atteignant la région latéro-ventrale où elles ont une direction nettement proverse. À la base de la région latéro-externe, les côtes se surélèvent très faiblement et leurs bords antérieurs sont marqués par une arête mousse. Ces caractères morphologiques correspondent à

des tubercules latéro-externes « fantomatiques » très peu exprimés. Entre la base de la région latéro-externe et les arêtes ventrales, la région latéro-externe est très faiblement concave. Les arêtes costales ventrales aiguës délimitent un ventre concave sur lequel les côtes et les sillons intercostaux, comme au stade précédent, sont très atténués.

De 18 mm de hauteur de tour et jusqu'à l'ouverture, les côtes larges, plates et flexueuses, apparaissent dans l'entonnoir formé par la base des flancs. Les deux premières côtes bifurquent vers le sommet du tiers interne des flancs, alors que la troisième reste simple. Leur direction initiale est proverse puis, vers la mi-flanc, après les points de bifurcation lorsqu'ils existent ou leurs positionnements équivalents, les côtes prennent une direction radiale à légèrement rétroverse ; elles s'infléchissent à la base de la région latéro-externe et prennent alors une direction nettement proverse. Les tubercules latéro-externes mousses, décrits au stade précédent, sont également exprimés à ce stade mais le faible pincement correspondant à l'arête antérieure mousse a disparu. Le ventre, d'environ 6 mm de largeur vers l'ouverture, est concave et les côtes et les sillons intercostaux, très atténués, y décrivent un sinus proverse.

L'ombilic est très petit et la paroi péri-ombilicale abrupte, autant qu'on puisse en juger, se raccorde progressivement au reste des flancs.

La ligne de suture, assez mal visible, a une première selle latérale large, échancrée à son sommet par un petit lobule ; le lobe latéral est environ deux fois plus profond que large. La deuxième selle latérale est large et légèrement dissymétrique ; elle est séparée des selles auxiliaires par un lobe ombilical environ deux fois plus profond que large. Trois selles auxiliaires sont distinguables entre la deuxième selle latérale et la paroi péri-ombilicale.

Hypotype n° 414066 ; spécimen observable sur tout le dernier tour, à partir d'une hauteur de tour de 11 mm, et dont le test est remarquablement bien conservé. La spire est très involute et la section transversale des tours à bords convexes, plus haute que large, est tronquée à son sommet par un ventre concave, et présente un maximum de largeur situé vers la mi-flanc. La moitié interne des flancs, est en forme d'entonnoir très évasé, à surface convexe dans le sens radial ; elle est ornée de stries filiformes fasciculées, légèrement flexueuses, très fines, faiblement concaves vers l'avant et de direction légèrement proverse. Sur la moitié externe des flancs, ces stries se prolongent essentiellement sur les côtes ; elles ne sont pas exprimées sur la surface de la couche interne lamelleuse de la coquille, observable près de l'ouverture. Quelques rares ondulations mousses et peu élevées correspondent aux côtes naissantes. Sur la mi-flanc, ces ondulations sont mieux individualisées et, sur le dernier demi-tour, elles deviennent de plus en plus proéminentes ; elles constituent la base des côtes externes, flexueuses, larges, plates, concaves vers

l'avant, et qui s'élargissent progressivement jusqu'aux arêtes costales ventrales. Ces côtes externes ont une direction proverse à la mi-flanc, puis radiale à faiblement rétroverse sur une grande partie de la moitié externe des flancs ; elles s'élargissent dans la région latéro-externe et y reprennent une direction proverse plus accusée que celle qu'elles avaient sur le milieu des flancs. Sur le bord ventral, elles forment des arêtes ventrales aiguës, largement arrondies, qui réalisent une carène latéro-ventrale discontinue. Les sillons intercostaux sont à peu près aussi larges que les côtes. Le ventre, dont la concavité s'accroît avec l'âge, est traversé par les côtes et par les sillons intercostaux très atténués qui y forment un léger sinus proverse. Sur le dernier quart de tour, les stries filiformes, bien visibles sur le ventre, marquent bien le sinus proverse des côtes et des sillons intercostaux.

L'ombilic est très petit ; la paroi péri-ombilicale abrupte se raccorde progressivement au reste des flancs.

La ligne de suture n'est pas observable.

Variabilité intraspécifique : le nombre de côtes sur le dernier tour de spire, a été utilisé par le passé pour créer des coupures spécifiques qui, aujourd'hui, ne sont plus acceptables. Le morphotype gracile est représenté par les spécimens classés antérieurement dans *Pulchellia multicostata* RIEDEL, 1937 qui ont des côtes plus nombreuses par demi-tour de spire, et plus proverses dans la région latéro-ventrale que celles des spécimens des autres morphotypes ; le morphotype robuste peut être représenté par le néotype (E/H = 0,725), le morphotype plat, par les spécimens affines à *Pulchellia selecta* GERHARDT, 1897 in Collet [1924, Pl. XV, fig. 10] et le morphotype médian par les spécimens affines à *Pulchellia hettneri* GERHARDT, 1897.

Remarque : n'ayant pas pu obtenir le moulage du type de *Pulchellia radians* BÜRL, 1956, et n'ayant pas observé de spécimen de cette espèce, nous l'avons considérée comme distincte de *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1838). Nous n'écarterons cependant pas l'hypothèse selon laquelle *Pulchellia radians* BÜRL, 1956 ne représenterait qu'une expression phénotypique hypergracile de *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1838) ; d'autres cas similaires, pouvant corroborer cette hypothèse, existent chez *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) et *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850). Seules des études stratigraphiques rigoureuses menées en Colombie permettront de mieux comprendre la variabilité et les relations entre les différentes espèces typologiques anciennes du genre *Pulchellia* UHLIG, 1882, dont l'aire de distribution semble pour l'instant limitée au Domaine andin.

Affinités et différences : *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1838) diffère de *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841) par ses côtes plus larges, souvent moins hautes et plus atténuées sur le ventre, par ses arêtes costales latéro-ventrales proéminentes et aiguës, et par un ventre plus fortement concave.

Pulchellia galeata (VON BUCH, 1838) ressemble à *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856) par sa forte involution, par ses côtes larges aux arêtes ventrales aiguës et par son ventre concave ; elle en diffère par ses côtes nettement plus flexueuses, moins souvent bifurquées, et par l'absence des tubercules latéro-externes vigoureux qui au plus, sont exprimés discrètement, voire « fantômatiquement ».

Pulchellia galeata (VON BUCH, 1838) est proche de *Pulchellia fasciata* (GERHARDT, 1897) ; elle diffère des espèces de ce groupe par ses côtes non fortement coudées à la base de la région latéro-ventrale et non fortement convexes sur la région latéro-ventrale.

Pulchellia galeata (VON BUCH, 1838) est proche de *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856) par ses côtes larges et flexueuses et par son ventre concave ; elle en diffère par ses côtes plus souvent bifurquées, par son ombilic presque fermé, par l'absence des structures périphériques et en particulier de la structure latérale, par son ventre concave plus ondulé longitudinalement aux stades jeune costulé et adulte et par ses arêtes costales ventrales souvent plus proéminentes. Elle en diffère également par sa position stratigraphique plus basse, dans le Barrémien inférieur.

Origine et devenir : *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841) est un ancêtre de *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1838). Une origine directe à partir des espèces les plus anciennes du genre *Heinzia* SAYN, 1890, *Heinzia communis* (BÜRL, 1956), ou *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856), plus tardive, est également possible ; elle impliquerait alors une inhibition puis une régression du processus ornemental réalisant les structures périphériques initiales de ces populations primitives.

L'hypothèse selon laquelle *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1838) serait une sous-espèce, taxinomiquement synonyme aux rangs spécifique et générique, de *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856) ou *Heinzia communis* (BÜRL, 1956), ne peut pas encore être écartée ; ce statut sous-spécifique impliquerait alors au rang générique, des modifications synonymiques importantes, dont la synonymie générique majeure de *Pulchellia* UHLIG, 1882 sur *Heinzia* SAYN, 1890 en serait un exemple.

Pulchellia galeata (VON BUCH, 1838) est l'espèce ancestrale de *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841).

Aire de distribution : *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1838) n'est connue actuellement que dans le Domaine andin.

3.7. Genre GERHARDTIA HYATT, 1903

Générotype : Hyatt [1903, p. 135] a désigné *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856) comme générotype.

Dénomination : genre dédié à K. Gerhardt. Le genre *Carstenia* HYATT, 1903 entaché d'une erreur orthographique et contenant, dès son origine, un ensemble

hétéroclite d'espèces est ici abandonné au profit de *Gerhardtia* HYATT, 1903.

Diagnose : genre constitué d'espèces faiblement à moyennement évolutées, ornées le plus souvent de côtes simples, bifurquées et d'intercalaires qui naissent à des hauteurs diverses sur les flancs ou sur la paroi péri-ombilicale. La section transversale des tours est plus haute que large mais elle peut devenir plus large que haute chez des spécimens très robustes. La région latéro-ventrale peut être ornée, ou non, de structures périphériques et la présence et la vigueur de ces structures sont très variables au sein d'une même espèce. La région ventrale est plate à concave et elle peut être surcreusée, chez les espèces ultimes, par un sillon siphonal étroit, profond et bien délimité ; sur les côtes, cette région ventrale est limitée latéralement par les arêtes costales. L'ombilic est plus ou moins profond selon la robustesse des individus et la paroi péri-ombilicale, inclinée ou abrupte, se raccorde au reste des flancs par un coude arrondi. La ligne de suture est simple, denticulée et le lobe latéral et les deux premières selles sont très larges.

Contenu spécifique : le genre *Gerhardtia* HYATT, 1903 comprend les espèces *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841), *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850) et *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856).

Evolution : dans l'attente d'une révision exhaustive des PULCHELLIIDAE de Colombie, tant sur le plan stratigraphique que phylétique, nous maintenons le genre *Gerhardtia* HYATT, 1903 distinct du genre *Pulchellia* UHLIG, 1882 dont il est issu. Si aucune lignée nouvelle issue du genre *Pulchellia* UHLIG, 1882 n'est trouvée ultérieurement, le genre *Gerhardtia* HYATT, 1903 qui s'individualise directement à partir du genre *Pulchellia* UHLIG, 1882, deviendra alors un synonyme mineur de ce dernier. Dans sa conception actuelle, le genre *Gerhardtia* HYATT, 1903 comprend à son origine des espèces dont les coquilles ont un ombilic faiblement ouvert ; au cours de l'évolution, les coquilles des espèces plus récentes vont devenir plus évolutées. Un sillon siphonal apparaît chez l'espèce la plus tardive.

Le genre *Gerhardtia* HYATT, 1903 n'est à l'origine d'aucun autre genre.

Répartition stratigraphique : l'origine du genre *Gerhardtia* HYATT, 1903, issu du genre *Pulchellia* UHLIG, 1882, paraît difficile à localiser stratigraphiquement ; en effet, la transition entre ces deux genres est assurée par une (ou des) population discrète et le processus évolutif amenant la réalisation du genre *Gerhardtia* HYATT, 1903 à partir du genre *Pulchellia* UHLIG, 1882 est probablement de type anagénétique.

L'espèce ultime du genre, *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), pourrait perdurer jusqu'à la Zone à *Imerites giraudi*, malgré une extrême raréfaction de ses représentants dès le sommet de la Zone à *Gerhardtia sartousiana*.

Affinités et différences : ce genre se distingue du genre *Pulchellia* UHLIG, 1882 par ses espèces à ombilic ouvert ; il se distingue du genre *Heinzia* SAYN, 1890 par ses espèces à côtes souvent plus larges et relativement moins élevées et dont la région latéro-ventrale est ornée de structures périphériques plus élaborées. Le sillon siphonal de l'espèce ultime du genre *Gerhardtia* HYATT, 1903 est plus étroit et mieux délimité que celui, moins exprimé, des morphotypes robustes des espèces du genre *Heinzia* SAYN, 1890.

GERHARDTIA galeatoides (KARSTEN, 1856)

Pl. 1, fig. 7, 9 ; Pl. 55, fig. 8-10 ; Pl. 56, fig. 3

Synonymie

- ? 1841 – *Ammonites tocaimaensis* ; Lea, Pl. 8, fig. 2.
- ? 1841 – *Ammonites americanus* ; Lea, Pl. 8, fig. 6.
- 1856 – *Ammonites galeatus* Buch ; Karsten, Pl. II, fig. 6.
- 1856 – *Ammonites galeatoides* KARSTEN ; Karsten, p. 107, Pl. III, fig. 1.
- 1886 – *Ammonites galeatus* Buch ; Karsten, Pl. II, fig. 6.
- 1886 – *Ammonites galeatoides* KARSTEN ; Karsten, p. 107, Pl. III, fig. 1.
- 1887 – *Ammonites galeatus* Buch ; Karsten, Pl. II, fig. 6.
- 1887 – *Ammonites galeatoides* KARSTEN ; Karsten, p. 107, Pl. III, fig. 1.
- 1897 – *Pulchellia didayi* D'ORB. ; Gerhardt, p. 145-147, Pl. III, fig. 4.
- 1897 – *Pulchellia galeatoides* KARST. ; Gerhardt, p. 145-147, Pl. III, fig. 5.
- 1903 – *Ger. veleziensis* n. sp. Hyatt ; Hyatt, p. 136.
- 1924 – *Pulchellia galeatoides* Karsten sp. ; Collet, p. 491, Pl. XV, fig. 8, 12.
- 1924 – *Pulchellia veleziensis* Hyatt sp. ; Collet, p. 490, 491, Pl. XV, fig. 11.
- 1937 – *Pulchellia galeatoides* Karst. ; Riedel, p. 66-68, Pl. 11, fig. 8, 9 ; Pl. 14, fig. 31, 32.
- 1938 – *Pulchellia compressissima* d'Orbigny ; Roschen, p. 115, 116, Pl. II, fig. 3-10.
- 1938 – *Pulchellia subcompressissima* n. sp. ; Roschen, p. 118-119, Pl. III, fig. 1-4.
- 1938 – *Pulchellia galeata* var. *semicostatum* n. var. ; Roschen, p. 121, Pl. III, fig. 7, 8.
- 1938 – *Pulchellia galeata* von Buch ; Roschen, p. 120, 121, Pl. VII, fig. 9 ; Pl. VIII, fig. 5, 6.
- ? 1938 – *Pulchellia selecta* Gerhardt ; Roschen, p. 121-124, Pl. IV, fig. 1-4.
- ? 1938 – *Pulchellia rolloti* n. sp. ; Roschen, p. 124, 125, Pl. IV, fig. 5-7.

- 1938 – *Pulchellia* cf. *hettneri* Gerhardt ; Roschen, p. 126, 127, Pl. II, fig. 11-14.
- 1938 – *Pulchellia berryi* n. sp. ; Roschen, p. 127, 128, Pl. IV, fig. 8-11.
- 1938 – *Pulchellia veleziensis* Hyatt ; Roschen, p. 132-134, Pl. V, fig. 1-4.
- 1938 – *Pulchellia veleziensis* var. *levai* n. var. ; Roschen, p. 134, Pl. V, fig. 5-7.
- 1938 – *Pulchellia reesidei* n. sp. ; Roschen, p. 136, 137, Pl. VI, fig. 1-4.
- 1938 – *Pulchellia* aff. *berryi* n. sp. ; Roschen, Pl. VI, fig. 5-7.
- 1938 – *Pulchellia galeatoides* Karsten ; Roschen, p. 140-142, Pl. VII, fig. 1-4.
- 1938 – *Pulchellia provincialis* d'Orbigny ; Roschen, p. 142-144, Pl. VII, fig. 5-8.
- 1938 – *Karstenia lindigi* Karsten ; Roschen, p. 145-150, Pl. VIII, fig. 1-4.
- 1956 – *Heinzia (Gerhardtia) galeatoides reesidei* n. sp. ; Bürgl, p. 77, Pl. XVIII, fig. 5.
- 1956 – *Heinzia (Gerhardtia) veleziensis* HYATT ; Bürgl, p. 77, 78, Pl. IV, fig. 15 ; Pl. V, fig. 1-3, 5-7, 9, 11 ; Pl. XIX, fig. 2 ; Pl. XX, fig. 2-9 ; Pl. XXI, fig. 1, 3-5.
- ? 1956 – *Heinzia (Gerhardtia) veleziensis* HYATT ; Bürgl, p. 77-78, Pl. XXI, fig. 1, 2.
- 1956 – *Heinzia (Gerhardtia) veleziensis* HYATT ; Bürgl, p. 77, 78, Pl. XXI, fig. 3.
- 1956 – *Heinzia (Heinzia) provincialis* (D'ORBIGNY) ; Bürgl, Pl. XXII, fig. 3.
- 1956 – *Heinzia (Heinzia) colleti* n. sp. ; Bürgl, Pl. XXIII, fig. 3.
- 1957 – *Heinzia (Gerhardtia) galeatoides* (KARSTEN) ; Bürgl, p. 133, Pl. VI, fig. 2.
- non 1994 – *Heinzia (Gerhardtia) galeatoides* (KARSTEN) ; Avram, Pl. 19, fig. 14.
- 1996 – *P.(H) galeatoides* (KARSTEN) ; Wright, Callomon et Howarth, L 113, fig. 86, 2 c, d.
- non 1999 – *Gerhardtia* cf. *galeatoides* (KARSTEN) ; Avram, Pl. 1, fig. 21.
- ? 1999 – *Heinzia (Gerhardtia) veleziensis* (HYATT, 1903) ; Patarroyo Gama, p. 80-83, Pl. 9, fig. 1-5 ; Pl. 12, fig. 2.
- 1999 – *Heinzia (Gerhardtia) galeatoides* (KARSTEN, 1856) ; Patarroyo Gama, p. 83-87, Pl. 10, fig. 1, 2 ; Pl. 11, fig. 1, 2 ; Pl. 12, fig. 1, 3.
- ? 1999 – *Heinzia (Gerhardtia) galeatoides* (KARSTEN) ; Patarroyo Gama, Pl. 12, fig. 4.
- 2000 – *Heinzia (Gerhardtia) veleziensis* (Hyatt) ; Patarroyo Gama, Pl. 1, fig. 7, 8.

Holotype : Le spécimen figuré par H. Karsten, 1856, Pl. III, fig. 1.

Patarroyo Gama figure un spécimen [1999, Pl. 11, fig. 2] qu'il identifie comme étant l'holotype. Ce spécimen ne correspond à la figuration originale de H. Karsten, ni par son profil dans la partie la plus âgée, ni par l'agencement de ses côtes courtes et longues. Les formes de la gangue montrent par contre certaines ressemblances ; elles sont cependant difficiles à comparer avec précision avec celles du dessin original car les vues aperturales données par les deux auteurs ne sont pas positionnées identiquement.

Quoi qu'il en soit, le spécimen figuré par P. Patarroyo Gama présente bien les caractéristiques types de l'espèce de H. Karsten et, s'il n'est pas l'holotype et en l'absence éventuelle de ce dernier, il pourrait jouer le rôle de lectotype, ou de néotype.

Un dessin très interprétatif du spécimen type, réalisé par H. Karsten, pourrait aussi expliquer les différences ornementales remarquées entre le spécimen type et la figuration originale.

Localité type : Velez, Colombie.

Répartition stratigraphique : cette espèce apparaît dans la Sous-Zone à *Gerhardtia sartousiana* et se développe dans la SHA de *Gerhardtia provincialis* qui marque la base de la Sous-Zone à *Gerhardtia provincialis*.

Matériel étudié : les spécimens colombiens n° ID 3101, ID 3102, ID 3104 à ID 3112, ID 3114 à ID 3118, ID 3177, ID 3178, ID 3181 à ID 3184, de Leiva, Boyaca ; les spécimens n° ID 3120 à ID 3123, ID 3127, ID 3130 à ID 3140, ID 3143 à ID 3145, ID 3149 à ID 3159, ID 3166, ID 3169 à ID 3175, de Velez, Chagüete, Santander ; les spécimens n° ID 3101a, ID 3102a, ID 3103a et ID 3168 de Villeta ; les spécimens n° ID 3146 à ID 3148 du sud de Chipata et/ou du nord de Chagüete (deux étiquettes groupées) et les spécimens n° ID 3179 et ID 3180 de Galan, Puente Rio Suarez, tous de la collection M. Breistroffer ; les spécimens colombiens n° 414064, 414065, 414067, 414072 et le spécimen affine n° 414075 des environs de Leiva, de notre collection.

Diagnose : espèce à coquille faiblement à moyennement évolutive et à port scaphitoïde chez l'adulte. La section transversale des tours est plus haute que large, sauf chez les individus très robustes où elle peut devenir un peu plus large que haute. La costulation, qui apparaît à des hauteurs de tour variables selon la robustesse des individus, est représentée par des côtes larges et plates, faiblement flexueuses, de direction proverse, qui s'élargissent progressivement de la paroi péri-ombilicale au bord ventral. Les côtes intercalaires sont très rares, une par tour chez la plupart des individus. Toutes les côtes sont plus rigides, relativement moins larges et plus vigoureuses chez les individus robustes et, en arrivant sur le bord ventral, elles s'élèvent pour former une arête ventrale aiguë orientée dans le sens longitudinal. Sur le ventre, le relief des côtes s'atténue

plus ou moins. Les structures périphériques peuvent être absentes à très robustes et leur vigueur est en relation avec la robustesse et l'âge des individus ; leur morphologie est parfaitement exprimée lorsqu'elles sont très vigoureuses. Au niveau des côtes, le ventre est plat à fortement concave et il est limité latéralement par les deux lignes discontinues formées par les arêtes ventrales. Au niveau des sillons intercostaux il peut être arrondi, plat ou concave et sa forme varie en fonction de l'âge et de la robustesse des individus.

Aux stades les plus jeunes, l'ombilic est légèrement ouvert et son taux d'ouverture, quantifié par le rapport 100 O/H, s'accroît ensuite avec l'âge ; aux stades adultes le port scaphitoïde est très marqué. La paroi péri-ombilicale est abrupte aux stades les plus jeunes puis, avec l'âge, elle s'incline ensuite de plus en plus vers le centre de l'ombilic. Elle est lisse à moyennement indentée par les côtes péri-ombilicales qui y sont incurvées et proverses.

La ligne de suture est simple et denticulée ; les deux premières selles latérales et le lobe latéral massifs occupent la majeure partie des flancs. Le lobe ventral est large.

Mensurations

N	D	H	E	O	N	100 E/H	100 O/H
414064	57,5	27,2	19,8	10,7	10	72,8	39,3
414065	50,2	25,5	15,5	7,5	10	60,8	29,4
414067	45,7	23,8	16,9	7,4	9	71	31,1
414072	33	18,4	11,5	5	18	62,5	27,2
414075	30,5	16,8	9	3,3	18	53,6	19,6
ID 3101	62,6	30,4	21,9	10,9	9	72	35,8
ID 3102	30,7	17,4	9,3	3,7	17	53,4	21,3
ID 3104	74,5	32,9	24,2	17,3	12	73,6	52,6
ID 3105	62,7	30,5	20,5	10,7	10	67,2	35,1
ID 3106	56,7	26,8	19,3	10,9	9	72	40,7
ID 3107	49	24	17,8	8,3	10	74,2	34,6
ID 3108	43,4	21,9	13	6,3	9	59,4	28,8
ID 3109	40,1	21,3	13	4,8	10	61	22,5
ID 3110	36,3	18,8	12,7	4,3	10	67,5	22,9
ID 3111	31,1	17,3	10,1	3,2	16	58,4	18,5
ID 3112	23,3	12,6	7,8	2,5	16	61,9	19,8
ID 3114	72	31,3	25,9	17,2	11	82,7	54,9
ID 3115	60,4	26,3	24,3	16	12	92,4	60,8
ID 3116	55	23,4	20	13,3	9	85,5	56,8
ID 3117	45,8	21,4	17,5	8,7	10	81,8	40,6
ID 3118	42,5	20	17,9	9,4	10	89,5	47
ID 3177	49,5	24,4	16,3	7,3	12	66,8	29,9
ID 3178	44,3	22,2	15,5	6,2	14	69,8	27,9
ID 3181	41,7	23,4	13,4	4	16	57,3	17,1
ID 3182	38,2	21,6	12,1	3,5	15	56	16,2
ID 3183	26,2	14,4	8,9	2,2	22	61,8	15,3
ID 3184	23,2	12,5	7,9	/	16	63,3	/
ID 3120	90,8	36,7	29,9	24,3	15	81,5	66,2
ID 3121	85,7	36,1	27,4	20,9	12	75,9	57,9
ID 3122	80,5	34,9	27,4	20,5	11	78,5	58,7
ID 3123	78,3	34,3	29,3	18,2	12	85,4	53,1
ID 3127	47,4	21,4	17	9,3	10	79,4	43,5
ID 3130	58,7	25,9	19,5	11,8	10	75,3	45,6
ID 3131	47	23,5	14,7	6,9	12	62,5	29,4

N	D	H	E	O	N	100 E/H	100 O/H
ID 3132	39	20,3	12,7	5,4	12	62,6	26,6
ID 3133	43,6	23,5	14	5,4	15	59,6	23
ID 3134	44,6	22,4	14,1	6,5	10	62,9	29
ID 3135	39,6	20,6	14	5,7	11	68	27,7
ID 3136	32	17,5	10,4	3,5	15	59,4	20
ID 3137	33,2	18,2	10,4	3,4	16	57,1	18,7
ID 3138	25,7	14,5	8,8	3,3	22	60,7	22,8
ID 3139	30,9	17	10,4	3,1	14	61,2	18,2
ID 3140	24,8	13,5	9	2,8	16	66,7	20,7
ID 3143	80,4	36,4	27,5	18	10	75,5	49,4
ID 3144	75,4	34,9	24,9	15,5	11	71,3	44,4
ID 3145	73,2	33	23	14,7	11	69,7	44,5
ID 3149	65	29,7	23	13,4	9	77,4	45,1
ID 3150	57,7	28,7	18	8,8	12	62,7	30,7
ID 3151	57,1	25,2	18,4	11,6	10	73	46
ID 3152	53,9	25,5	19,1	9,9	10	74,9	38,8
ID 3153	53,7	27	16,4	7	11	60,7	25,9
ID 3154	52,9	26,1	15,2	9,8	9	58,2	37,5
ID 3155	44,3	23,3	15,7	6,2	13	67,4	26,6
ID 3156	81,7	35,8	26,2	16,6	10	73,2	46,4
ID 3157	74,9	32,1	24,1	17,7	10	75,1	55,1
ID 3158	69,6	30,9	23,2	15,7	10	75,1	50,8
ID 3159	65,5	29,7	22,3	13	10	75,1	43,8
ID 3166	64,1	30,7	25,1	13,3	10	81,8	43,3
ID 3169	48,5	24	13,8	7,1	12	7,5	29,6
ID 3170	36	/	/	/	28	/	/
ID 3172	25,3	14	8	2,8	18	57,1	20
ID 3173	23,7	12,9	7,2	3	21	5,8	23,3
ID 3174	23	13	6,8	2,3	23	52,3	17,7
ID 3175	18,2	9,8	6,2	/	20	63,3	/
ID 3101a	40,7	20,6	13,7	6,6	10	66,5	32
ID 3102a	44,4	21,5	15,7	8,7	7	73	40,5
ID 3103a	45,9	25	15,1	6,2	8	60,4	24,8
ID 3168	62,7	31,4	19,7	9,4	10	62,7	29,9
ID 3146	93	37,3	27	17	9	72,4	45,6
ID 3147	73,2	32,6	25,3	15,2	10	77,6	46,6
ID 3148	72,4	34,1	25	14,7	11	73,3	43,1
ID 3179	54,3	25,6	16,3	9,1	9	63,7	35,5
ID 3180	55,2	25,7	17,8	10,2	9	69,3	39,7
MBC.1305.2, Type ?							
76,3	35,5	24,9	15,8	11	70,1	44,5	

O : Diamètre de l'ombilic;

NE : Nombre de côtes externes sur le dernier demi-tour.

Description : spécimen n° ID 3156 ; spécimen d'un diamètre maximum de 81,7 mm, peu évolutive sur la partie jeune à moyennement évolutive sur la partie adulte. La section transversale des tours est plus haute que large, tronquée et concave à son sommet.

Les tours sont visibles sur toute leur hauteur à partir de 21,5 mm. À ce stade, et jusqu'à environ 26,5 mm de hauteur de tour, les flancs sont peu convexes et les côtes naissent sur la paroi péri-ombilicale où elles sont à peine exprimées. Sur la moitié interne des flancs, elles sont peu vigoureuses et, lorsque le test est conservé, il y a des reliefs costaux filiformes et irréguliers qui ressemblent à des stries d'accroissement. Ces côtes sont simples et elles s'élargissent progressivement en allant vers la région latéro-externe où elles sont alors plates et très

larges. Les sillons intercostaux sont peu profonds et moins larges que les côtes. À la limite entre les flancs et le ventre, les côtes sont pincées en arêtes ventrales anguleuses et les retombées ventrales peu vigoureuses, courtes et proverses, disparaissent juste avant d'atteindre la région siphonale. À tous les stades ontogéniques observés, les côtes sont concaves vers l'avant sur la paroi péri-ombilicale et elles ont une direction proverse sur la moitié interne des flancs, puis elles prennent une direction radiale jusqu'à la région latéro-externe où elles reprennent alors une direction proverse.

Le ventre relativement large, par rapport à la largeur de la section transversale des tours, est légèrement concave entre les arêtes ventrales et, au niveau des sillons intercostaux, il est convexe.

Entre 26,5 mm de hauteur de tour et l'ouverture, les côtes sont plus vigoureuses et les stries filiformes sont toujours présentes sur le test. Au début de ce stade, quelques côtes possèdent, vers la base de la région latéro-ventrale, des stries longitudinales très discrètes qui font penser à des structures périphériques « fantomatiques ». Les arêtes ventrales sont plus proéminentes et plus tranchantes qu'au stade précédent et, corrélativement, la région ventrale entre ces arêtes est plus concave. Au niveau des sillons intercostaux, le ventre est toujours convexe. Une très faible élévation de la ligne siphonale est perceptible.

Les trois dernières côtes observables sont moins larges et plus arrondies que les précédentes ; elles sont aussi moins élevées au niveau des arêtes ventrales. Ces derniers caractères morphologiques annoncent le stade adulte tardif.

L'ombilic reste peu ouvert avant le stade adulte ; il s'ouvre ensuite assez rapidement pour donner un enroulement subscaaphitoïde. La paroi péri-ombilicale, haute et sub-abrupte dans la partie la plus jeune observable, devient progressivement plus basse relativement et moins inclinée au cours de l'ontogenèse ; elle donne ainsi une forme en entonnoir à l'ombilic.

La ligne de suture, peu observable, semble posséder des éléments suturaux larges, proches de ceux figurés planche 1, figures 7 et 9.

Variabilité intraspécifique : *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856) a une variabilité morphologique importante ; les morphotypes robuste, plat, gracile et médian sont bien représentés et les variations des caractères morphotypiques sont similaires à celles qui se manifestent par exemple chez les espèces des genres *Nicklesia* HYATT, 1903 et *Heinzia* SAYN, 1890.

Affinités et différences : Lea [1841, Pl. 8, fig. 6] a figuré sous le nom de *Ammonites americanus* un spécimen dont le développement ontogénique et la costulation se rapprochent beaucoup de ceux de *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856). Ne possédant qu'une reproduction de la figuration de I. Lea, il ne nous est pas possible de pousser plus loin la comparaison ; il semble toutefois fort probable que *Gerhardtia*

americana (LEA, 1841) soit un synonyme majeur de *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856).

A. Hyatt a créé *Gerhardtia veleziensis* HYATT, 1903 pour le spécimen figuré par K. Gerhardt, Planche III, fig. 4 a, b. Ce spécimen qui possède un enroulement scaaphitoïde ne représente en fait qu'un morphotype subgracile de *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856) ; en conséquence, *Gerhardtia veleziensis* HYATT, 1903 n'est qu'un synonyme mineur de *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856). Patarroyo Gama [1999] considère comme distinctes ces deux espèces. Les spécimens figurés par l'auteur colombien sous le nom de *Heinzia* (*Gerhardtia*) *veleziensis* (HYATT) sont en fait des spécimens juvéniles qui possèdent une ouverture de l'ombilic comparable, dans ses variations, à celle des spécimens juvéniles de *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856). Nous remarquerons également que le spécimen type de *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856) figuré par l'auteur colombien [Patarroyo Gama, 1999, Pl. 11, fig. 2] possède, pour une hauteur de tour d'environ 31,5 mm, un rapport 100 O/H voisin de 33,3 alors que sur la figuration originale [Gerhardt, 1897, Pl. III, fig. 4a] du type de *Gerhardtia veleziensis* (HYATT, 1903), le rapport 100 O/H est de 32,8 pour environ 32 mm de hauteur de tour. Cette différence d'ouverture de l'ombilic chez les deux spécimens types, 0,5 %, non significative statistiquement, ne peut être invoquée pour séparer taxinomiquement *Gerhardtia veleziensis* (HYATT, 1903) et *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856). Tous ces faits exposés étayent la synonymie que nous proposons pour ces deux espèces conçues chacune initialement à partir d'un seul spécimen.

Nous avons observé un mode de variations phénotypiques qui « orientent » certains spécimens, non rares, de *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856), vers la morphologie de *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1842) ; ces variations ne font que traduire la forte parenté qui existe entre ces deux espèces.

Gerhardtia galeatoides (KARSTEN, 1856) diffère de *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) par son ombilic plus ouvert, par sa paroi péri-ombilicale moins abrupte, par son enroulement scaaphitoïde et par ses côtes intercalaires ; elle s'en rapproche par la concavité de son ventre non surcreusée d'un sillon siphonal et par la forte variabilité de la vigueur de ses structures périphériques.

Gerhardtia galeatoides (KARSTEN, 1856) diffère des spécimens colombiens de *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), par l'absence du sillon siphonal et par une concavité moins accusée des structures latérales chez les morphotypes robustes extrêmes.

Nous figurons (Pl. 55, fig. 1-3) sous le nom de *Gerhardtia* aff. *galeatoides* (KARSTEN, 1856) un spécimen dont l'ornementation est proche de celle de *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856) et dont l'ouverture de l'ombilic est proche de celle de *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) ; ce spécimen, non récolté *in situ*, pourrait en fait

caractériser un stade évolutif intermédiaire entre les espèces à ombilic fermé du genre *Pulchellia* UHLIG, 1882 et celles à ombilic faiblement à moyennement ouvert du genre *Gerhardtia* HYATT, 1903.

Origine et devenir : *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856) est issue des formes évoluées de *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1838) ; elle pourrait avoir une origine commune avec *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841). Son port scaphitoïde indique qu'elle est probablement une fin de lignée.

Aire de distribution : *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856) est une espèce d'origine andine mais elle est aussi représentée dans le domaine téthysien méditerranéen par des spécimens affines que nous considérons comme conspécifiques.

GERHARDTIA sartousiana (D'ORBIGNY, 1841)

Pl. 48, fig. 1-10

Synonymie

- 1841 – *Ammonites sartousianus* ; d'Orbigny, n° 144, p. 319–320, Pl. 94, fig. 4, 5.
- 1860 – *Ammonites galeatus* BUCH ; Ooster, p. 122, Pl. 24, fig. 16-17.
- 1879 – *Ammonites ouachensis* COQ. ; Coquand, p. 22, 23.
- 1886 – *Ammonites ouachensis* ; Heinz, Pl. 1.
- ? 1888 – *Pulchellia sellei* n. sp. ; Kilian, p. 232, Pl. II, fig. 3.
- 1890 – *Pulchellia ouachensis* COQ. ; Sayn, p. 28, Pl. 1, fig. 14.
- 1903 – *Heinzia matura* n. sp. Hyatt ; Hyatt, p. 132, 133, Pl. XV, fig. 12 à 18.
- 1912 – *Pulchellia ouachensis* Coq. in Sayn ; Joleaud, p. 127, Pl. I bis, fig. 39-41.
- ? 1935 – *Pulchellia rhombocostata* n. sp. ; Stahlecker, Pl. XII, fig. 3.
- ? 1935 – *Pulchellia* aff. *rhombocostata* n. sp. ; Stahlecker, Pl. XII, fig. 4.
- 1952 – *Pulchellia (Heinzia) ouachensis* (Coquand) ; Luppov, p. 190, Pl. IV, fig. 1.
- ? 1955 – *Pulchellia (Heinzia) ouachensis* (Coquand) ; Eristavi, p. 156, Pl. VII, fig. 5.
- 1967 – *Anahoplites planus* MAN. var. *discoidea* SPATH ; Bacelle et Garavello, p. 95, 96, Pl. 1, fig. 1.
- ? 1967 – *Pulchellia sellei* Kil. ; Dimitrova, Pl. LXXX, fig. 1.
- 1970 – *Pulchellia galeata* Buch ; Kotetishvili, p. 88, 89, Pl. XV, fig. 7.
- 1970 – *Heinzia matura* Hyatt ; Kotetishvili, p. 90, Pl. XV, fig. 8.
- 1970 – *Heinzia ouachensis* Coquand ; Kotetishvili, p. 90, Pl. XV, fig. 9.
- ? 1970 – *Heinzia provincialis* d'Orbigny ; Kotetishvili, p. 91, Pl. XVI, fig. 2.
- 1980 – *Pulchellia galeata* Buch ; Kotetishvili, p. 44-46, Pl. I, fig. 1, 2.
- 1980 – *Pulchellia multicostata* Riedel ; Kotetishvili, p. 46, Pl. I, fig. 3-10.
- 1980 – *Pulchellia* aff. *compressissima* d'Orb. ; Kotetishvili, p. 47-49, Pl. II, fig. 1, 2.
- 1980 – *Pulchellia* cf. *riedeli* Bürgl ; Kotetishvili, p. 49, 50, Pl. II, fig. 7, 8.
- 1980 – *Pulchellia* sp. ind. ; Kotetishvili, p. 51, 52, Pl. II, fig. 3.
- 1980 – *Heinzia (Heinzia) provincialis* d'Orb. ; Kotetishvili, p. 55-57, Pl. III, fig. 1-4.
- 1980 – *Heinzia (Heinzia) matura* Hyatt ; Kotetishvili, p. 57-59, Pl. IV, fig. 1, 2, 4, 6, 12 ; Pl. V, fig. 1-13.
- 1980 – *Heinzia (Heinzia) ouachensis* Coq. ; Kotetishvili, p. 59-61, Pl. VI, fig. 1-14.
- 1980 – *Heinzia (Heinzia)* cf. *lorioli* Nicklès ; Kotetishvili, p. 61-63, Pl. III, fig. 10-12.
- 1980 – *Heinzia (Heinzia)* aff. *veleziensis* Hyatt ; Kotetishvili, p. 63-65, Pl. VII, fig. 1-11.
- 1980 – *Heinzia (Heinzia) tenuicostata* Kotetishvili sp. nov. ; Kotetishvili, p. 65, 66, Pl. VIII, fig. 1-5.
- 1980 – *Heinzia (Carstenia) lindigii* (Karsten) ; Kotetishvili, p. 67-70, Pl. II, fig. 5, 6.
- 1980 – *Heinzia (Carstenia) densecostata* Kotetishvili sp. nov. ; Kotetishvili, p. 70-71, Pl. III, fig. 5-8.
- 1980a – *Pulchellia (Heinzia) sartousi* (D'ORB.) ; Vermeulen, Pl. IV, fig. 1, 2.
- 1980a – *Pulchellia (Heinzia) ouachensis* (COQ.) ; Vermeulen, Pl. IV, fig. 3, 4.
- 1980b – *Pulchellia (Heinzia) sartousi* (D'ORBIGNY) ; Vermeulen, Pl. VI, fig. 1, 2.
- 1980b – *Pulchellia (Heinzia) ouachensis* (COQ.) ; Vermeulen, Pl. VI, fig. 3, 4.
- 1989 – *Pulchellia galeata* (BUCH) ; Kotetishvili, p. 547, fig. 2, G, H.
- 1989 – *Heinzia (Heinzia)* aff. *veleziensis* HYATT ; Kotetishvili, p. 547, fig. 2, I.
- 1989 – *Heinzia (Carstenia) lindigi* (KARST.) ; Kotetishvili, p. 547, fig. 2, K, L.
- 1989 – *Pulchellia* cf. *riedeli* BÜRGEL ; Kotetishvili, p. 547, fig. 2, M.
- 1989 – *Pulchellia* sp. ind. ; Kotetishvili, p. 547, fig. 2, N.
- 1989 – *Heinzia (Heinzia) matura* HYATT ; Kotetishvili, p. 547, fig. 2, O, P, Q, R.

- 1992 – *Heinzia* aff. *veleziensis* Hyatt, 1903 ; Delanoy, p. 39, 40, Pl. 6, fig. 5.
- 1992 – *Heinzia ouachensis* (Coquand, 1880) ; Delanoy, p. 36, 37, Pl. 6, fig. 8.
- ? 1992 – *Heinzia sartousiana* (d'Orbigny, 1841) ; Delanoy, p. 38, 39, Pl. 6, fig. 6.
- ? 1992 – *Heinzia ouachensis* (Coquand, 1880) ; Delanoy, p. 36, 37, Pl. 8, fig. 2c.
- 1994 – *Heinzia (Heinzia) matura* HYATT ; Avram, Pl. 19, fig. 13.
- 1994 – *Heinzia (Gerhardtia) galeatoides* (KARSTEN) ; Avram, Pl. 19, fig. 14.
- ? 1994 – *Heinzia sartousi* (D'ORB.) ; Cecca et Pallini, Pl. 1, fig. 16.
- ? 1995 – *Pulchellia (Heinzia) sartousi* (D'ORBIGNY) ; Cecca et al., p. 208, 209, Pl. 2, fig. 9.
- ? 1995 – *Pulchellia (Heinzia) cf. sartousi* (D'ORBIGNY) ; Cecca et al., Pl. 2, fig. 10.
- ? 1995 – *Pulchellia (Heinzia) cf. ouachensis* (SAYN) ; Cecca et al., Pl. 2, fig. 11.
- 1995b – *Heinzia (Gerhardtia) sartousiana* (D'ORB) 1841 ; Vermeulen, p. 71-75, Pl. 2, fig. 1-11.
- 1996a – *Heinzia (Gerhardtia) sartousiana* (D'ORBIGNY) ; Vermeulen, Pl. 2, fig. 7, 8.
- non 1996a – *Heinzia (Gerhardtia) sartousiana* (D'ORBIGNY) ; Vermeulen, Pl. 2, fig. 9-14.
- 1997a – *Gerhardtia sartousiana* (D'ORB.) ; Vermeulen, Pl. 3, fig. 10, 11.
- ? 1997 – *Heinzia sartousiana* (d'Orbigny, 1841) ; Delanoy, Pl. 29, fig. 3.
- 1997 – *Heinzia sartousiana* (d'Orb.) ; Kvantaliani et Sakhelashvili, p. 237-239, Tabl. I, fig. 1-5.
- 1998c – *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) ; Vermeulen, Pl. 4, fig. 11.
- 1998 – *Gerhardtia cf. sartousiana* (D'ORBIGNY) ; Arnaud et al., Pl. 5, fig. 2.
- ? 1999 – *Gerhardtia (?) cf. sartousiana* (D'ORBIGNY) ; Avram, p. 21, 22, Pl. II, fig. 22.

Néotype : l'holotype étant perdu, nous avons désigné le spécimen topotypique n° 414531, de notre collection, comme néotype [Vermeulen, 1995b].

Hypotype : spécimen n° 414532, de même provenance que le néotype.

Population type : le néotype n° 414531, l'hypotype n° 414532 et les spécimens n° 414533, 414536, 414537, 414538, 414539 et 414540, du banc n° 276/045, coupe n° 045, à proximité de l'oratoire de la Gardette près Vergons, Alpes de Haute-Provence.

Localité type : coupe n° 045, à proximité de l'oratoire de la Gardette, Vergons, Alpes de Haute-Provence.

Strate type : banc 276/045 de la base de la Zone à *Gerhardtia sartousiana* [Vermeulen, 1996a], coupe type n° 045 et, par corrélation, le banc n° 308/043, coupe n° 043, Le Saut du Loup près Barrême, Alpes de Haute-Provence.

Répartition stratigraphique : le début de l'épibole de *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) caractérise la base de la zone de même nom ; son apparition réelle se situe probablement dans la partie sommitale de la Zone à *Heinzia sayni*, telle qu'elle est conçue actuellement. *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) disparaît à la base de la Sous-Zone à *Gerhardtia provincialis*, où les derniers individus sont associés [Vermeulen, 1996a] aux individus primitifs de *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850).

Matériel étudié : la population type de Vergons, Alpes de Haute-Provence, constituée des spécimens n° 414531, 414532, 414533, 414536, 414537, 414538, 414539, 414540 et divers fragments non numérotés ; les spécimens pyriteux n° 1909-22-21 (M.H.N.P. Paris) et 14142 (type de *Gerh. ouachensis*, Fac. Sc. Lyon) du Djebel Ouach, Algérie ; le spécimen n° 64313 (Faculté des Sciences de Lyon-Villeurbanne) du Djebel Debar, Algérie ; le spécimen n° C 801, de Bled et Tella, Tunisie, collection M. Solignac ; le spécimen n° 414149 de la Sierra de Foncalent, Espagne ; le spécimen n° 414570, banc n° 162/041, stratotype d'Angles ; les spécimens n° 414055, 414056, du banc n° 312a/043 et le spécimen n° 414092 du banc n° 308/043, coupe n° 043, le Saut du loup près Barrême ; le spécimen n° 589/12 de provenance inconnue (M.H.N.P. Paris).

Mensurations

N°	D	H	E	O	NO	NE	100 E/H	100 O/H
14142	15,8	8,1	4,5	2,6	8	/	55,6	32,1
414149	16,7	9,2	5,2	2,3	5	22	56,5	25
1909-22	21,3	11	6	3	8	28	54,5	27,3
64313	25	13,5	6,5	3	8	21	48,1	22,2
C 801	16,3	9,2	5,2	1,7	/	22	56,5	18,5
414092	42	21,5	10,5	7,6	13	12	48,8	35,3
414531a	27	14,3	7,8	3,7	7	19	54,5	25,9
414531	37,8	20,3	11,2	5,1	9	15	55,2	25,1
414532a	26,9	14,1	7	3,7	/	23	49,6	26,2
414532	31,2	16,5	8	3,5	/	19	48,5	21,2
414533	/	22,3	/	6	/	13	/	26,9
414536	49,5	25	/	8	/	17	/	32
589/12	33,5	17,8	8,2	5,4	11	17	46,1	30,3

Diagnose : espèce à coquille faiblement à moyennement évolutive. La section transversale des tours est élancée et son sommet est concave. Le maximum de largeur de la section est situé vers le haut du tiers interne des flancs. La paroi péri-ombilicale est ornée de festons [d'Orbigny, 1841] ou côtes péri-ombilicales. Les flancs sont ornés de côtes larges peu en relief dans la partie médiane des flancs qui redeviennent vigoureuses dans le

tiers externe des flancs ; dans la région latéro-ventrale, elles forment parfois des structures périphériques bien exprimées [Vermeulen, 1980]. Ces côtes s'élèvent sur les bords du ventre, en formant des arêtes ventrales orientées dans le sens spiral. Sur le ventre, le relief des côtes s'atténue très fortement. Le ventre, délimité latéralement par les arêtes ventrales, est déprimé. Il peut ou non être traversé par les sillons intercostaux atténués. Il n'y a pas de sillon siphonal.

Descriptions : néotype n° 414531 ; spécimen à coquille faiblement évolutive, à section transversale des tours plus haute que large.

Le dernier tour est observable à partir d'une hauteur de 8,5 mm. Les côtes naissent au bas de la paroi péri-ombilicale et leur relief est le plus accusé sur le rebord péri-ombilical, au contact du reste des flancs. Au cours de la croissance, en sortant de l'ombilic, les côtes péri-ombilicales prennent une direction de plus en plus proverse ; chacune d'elles donne, vers le tiers interne des flancs, trois côtes plates de direction moins proverse qui tendent à s'effacer au milieu des flancs. À ce stade, la section transversale est élancée, excavée dans sa partie ventrale, et son maximum de largeur se situe vers le haut du tiers inférieur des flancs. Le ventre est régulièrement concave entre les arêtes latérale. Il est lisse chez le jeune dans le sens longitudinal et, très rapidement, à partir d'une hauteur de spire de 11 mm, il est traversé par les sillons intercostaux.

Sur le dernier quart de tour, à partir d'une hauteur de 14,6 mm, chaque côte péri-ombilicale ne donne plus que deux côtes latérales, plus vigoureuses que celles du stade ontogénique précédent. Ces côtes, proverses dans la moitié interne des flancs, prennent une direction sub-radiale dans la moitié externe ; en atteignant la région latéro-ventrale elles sont de nouveau projetées vers l'avant et forment des structures périphériques sur lesquelles la structure latérale existe mais est très peu marquée. Les arêtes ventrales sont tranchantes et donnent au bord ventral un aspect caréné et crénelé.

La section transversale des tours est comparable à celle décrite pour le début du dernier tour.

Sur le ventre, la profondeur des sillons intercostaux augmente tout d'abord, puis elle diminue légèrement en approchant de l'ouverture.

La paroi péri-ombilicale est abrupte, sub-verticale, et, entre les côtes péri-ombilicales, elle se raccorde progressivement avec les flancs. L'ombilic est peu ouvert ; d'après les mesures prises sur les spécimens étudiés, il s'ouvre régulièrement au cours de l'ontogénèse.

La ligne de suture n'est pas observable.

Spécimen n° C 801 ; spécimen pyriteux, observable à partir d'une hauteur de tour de 4,3 mm et dont une faible partie du dernier tour n'est pas conservée. La section transversale des tours est élancée, plus haute qu'épaisse et sa région ventrale est faiblement concave.

Sur tout le dernier tour, la costulation est constituée de côtes principales et de côtes intercalaires. Les côtes principales naissent à la base de la paroi péri-ombilicale et prennent une direction proverse en atteignant la base des flancs, puis elles s'incurvent très faiblement en arrière entre le sommet du tiers interne des flancs et la mi-flanc, mais elles gardent une direction faiblement proverse jusqu'à la région latéro-ventrale où elles prennent une direction proverse un peu plus accusée. Ces côtes principales sont espacées sur le rebord de la paroi péri-ombilicale et elles s'y renforcent pour former des nodosités allongées dans le sens des côtes et à partir desquelles leur vigueur reste forte jusqu'avant la mi-flanc ; dans la région médiane des flancs elles sont peu vigoureuses et sont semblables aux côtes intercalaires qui descendent jusque là. Sur le dernier quart de tour, seules les nodosités péri-ombilicales restent fortes à la base des flancs.

Les côtes intercalaires naissent entre le milieu du tiers interne et la base du tiers externe des flancs ; elles augmentent régulièrement de vigueur et deviennent semblables aux côtes principales, le plus souvent à partir de la base du tiers externe des flancs.

Sur la région latéro-ventrale, toutes les côtes s'élargissent et s'aplatissent, surtout sur le dernier tiers de tour où elles tendent à former des reliefs en forme de parallélogramme. Ces reliefs représentent des structures latérales à peine exprimées dont les arêtes antérieures sont représentées par des coudes sub-anguleux. Les arêtes ventrales, aiguës et proéminentes, sont plus ou moins faiblement dirigées vers le ventre ; cette convergence, très faible et irrégulière, tend à disparaître vers l'ouverture où ces arêtes s'orientent alors selon une direction longitudinale. Les retombées ventrales, fortement proverses, descendent vers la région siphonale, avec laquelle elles se raccordent progressivement. Les sillons intercostaux traversent le ventre très atténués et le font onduler longitudinalement très faiblement.

L'ombilic est petit ; il ne laisse voir que l'extrême base des flancs et la paroi péri-ombilicale des tours précédents.

La paroi péri-ombilicale, faiblement indentée par la base des côtes principales, est presque abrupte, très faiblement inclinée vers le centre de l'ombilic.

Vers l'ouverture, la ligne de suture possède un lobe ventral occupant l'espace entre les arêtes ventrales ; il est échancré par une selle siphonale sub-triangulaire à base large et dont le sommet est très faiblement indenté et trifide. La première selle latérale est sub-symétrique, à peine plus haute que large et à base plus étroite que la largeur de sa moitié supérieure ; ses bords sont très découpés, sauf à son sommet où elle est simplement indentée par un lobule étroit, à terminaison trifide et descendant environ jusqu'au quart de sa hauteur. Le lobe latéral est à peine plus profond que large et il occupe presque un tiers de la hauteur des flancs ; peu indenté sur ses bords, il présente une terminaison peu convexe, sub-symétrique, constituée de cinq lobules

dont les deux latéraux sont divergents et dont les trois lobules centraux digitiformes sont plus faiblement divergents que les lobules latéraux. La deuxième selle latérale, à peu près deux fois plus haute que large, est indentée à son sommet par deux lobules, dont le plus interne est le plus profond. La terminaison trifide de cette selle latérale est constituée de phyllites massives à terminaisons arrondies. Le lobe auxiliaire suivant, peu indenté, est plus profond que large et à terminaison dissymétrique bifide. Entre ce lobe et la suture ombilicale il y a deux selles auxiliaires massives, peu indentées, plus larges que hautes et séparées par un lobe non découpé, étroit et peu profond.

Variabilité intraspécifique : les spécimens étudiés montrent les variations intraspécifiques communes aux ammonites : le morphotype gracile dont une tendance extrême est représentée par le type de *Gerhardtia tenuicostata* (KOTETISHVILI, 1980), présente des côtes péri-ombilicales nombreuses et peu vigoureuses et des côtes latérales très fines et très nombreuses ; une diminution du nombre de côtes latérales permet de passer, tout en restant dans le morphotype gracile, au type de *Gerhardtia ouachensis* (COQUAND, 1879) puis, par une diminution plus accentuée du nombre de côtes et un élargissement de celles-ci, de passer au morphotype plat. Le morphotype médian est en particulier représenté par le néotype. Les spécimens représentant le morphotype robuste sont peu fréquents dans le Sud-Est de la France.

La variation du nombre de côtes externes, que nous comptons par demi-tour de spire, est importante ; tous

les intermédiaires existent entre les morphotypes robuste, plat, gracile et médian.

La vigueur des côtes péri-ombilicales varie en fonction du morphotype ; ces côtes indentent fortement le pourtour péri-ombilical chez les morphotypes médian, plat et robuste.

Le relief des structures périphériques varie fortement, plus ou moins en fonction du type morphologique. Ces structures, souvent absentes ou à peine marquées chez les spécimens appartenant au morphotype gracile, sont souvent bien exprimées chez les spécimens appartenant aux morphotypes médian, plat ou robuste.

La taille relative de l'ombilic reste assez faible par rapport à la hauteur de tour correspondante et elle augmente faiblement et régulièrement au cours de l'ontogénèse.

La largeur de la région ventrale varie en partie en fonction de la robustesse des individus.

La concavité ventrale, très souvent accentuée par les écrasements *post-mortem* des coquilles, est moins marquée chez les individus du morphotype gracile que chez ceux des autres morphotypes.

Une abondante illustration des variations intraspécifiques de *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) a été donnée par Kotetishvili [1980, Pl. I à VIII] ; nous renvoyons à la liste synonymique ci-dessus, qui désigne les spécimens concernés.

Affinités et différences : l'espèce *Gerhardtia ouachensis* (COQUAND, 1879) s'intègre dans l'expression morphovariante juvénile de l'espèce *Gerhardtia*

	<i>Gerhardtia sartousiana</i> (D'ORBIGNY)	<i>Gerhardtia galeatoides</i> (KARSTEN)
Côtes péri-ombilicales	Moyennes à très fortes.	Fines, peu fréquentes ou absentes.
Côtes latérales	Trifurquées, bifurquées ou/et principales et intercalaires	Simple, quelques rares intercalaires.
Structures périphériques	Absentes, ou faibles, ou robustes, parfois très mousses chez les morphotypes graciles.	Très variables, souvent absentes à faibles, parfois « fantomatiques »
Section	100 E/H (néotype) : 55,2	100 E/H (type ?) : 70,1
Ombilic	100 O/H (néotype) : 25,1	100 O/H (type ?) : 44,4
Enroulement	Régulier	Nettement scaphitoïde chez l'adulte
Rebord de la paroi péri-ombilicale	Souvent indenté ou très indenté.	Peu indenté à arrondi

TABEAU 8 : Principales caractéristiques morphologiques de *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) et de *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856).

sartousiana (D'ORBIGNY, 1841) ; les côtes latérales fines et nombreuses, les côtes péri-ombilicales bien exprimées et le ventre plat à légèrement concave de l'espèce algérienne se retrouvent chez les formes graciles de l'espèce alpine. Ces deux espèces sont donc synonymes.

L'examen du type de *Gerhardtia matura* (HYATT, 1903) nous permet d'affirmer la synonymie mineure de cette espèce par rapport à *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) ; le type de *Gerhardtia matura* (HYATT, 1903) montre seulement une légère augmentation du relief des structures périphériques, variation commune dans la population à *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841).

Gerhardtia densecostata (KOTETISHVILI, 1980) intermédiaire entre les morphotypes plat et médian, et *Gerhardtia tenuicostata* (KOTETISHVILI, 1980) appartenant au morphotype gracile, sont des synonymes mineurs de *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841).

Comme l'indique notre liste synonymique, nous classons également dans l'espèce *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) les spécimens figurés par E. Kotetishvili sous les noms de *Heinzia* (*Heinzia*) cf. *lorioli* (NICKLÈS), *Heinzia* (*Heinzia*) *matura* (HYATT), *Heinzia* (*Heinzia*) *ouachensis* (COQUAND) et *Heinzia* (*Heinzia*) aff. *veleziensis* (HYATT).

Gerhardtia sartousiana (D'ORBIGNY, 1841) présente de grandes ressemblances ornementales avec *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856) ; elle diffère essentiellement de l'espèce colombienne par ses côtes péri-ombilicales espacées, beaucoup plus vigoureuses et moins nombreuses. Le faible nombre et la vigueur des côtes péri-ombilicales de *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) s'expliquent par le fait qu'elles forment ensuite des trifurcations ou des bifurcations, alors que celles de *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856) donnent préférentiellement des côtes simples. Bien que des spécimens morphologiquement intermédiaires existent, l'enroulement scaphitoïde de la coquille de l'adulte de *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856), non mis en évidence chez *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841), ne nous permet pas d'établir actuellement la synonymie des deux espèces.

Dans le Barrémien de l'arc de Castellane, des spécimens morphologiquement très proches de *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856) ont été récoltés dès la base de la Zone à *Gerhardtia sartousiana* ; ils deviennent plus nombreux dans la SHA de *Gerhardtia provincialis*. Ces spécimens pourraient permettre, à brève échéance, des corrélations stratigraphiques précises entre les domaines Méditerranéen et Andin.

Gerhardtia galeatoides KARSTEN, 1856 est morphologiquement proche de *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) ; le tableau 8 facilitera la distinction entre ces deux espèces.

Origine et devenir : *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856) a été considérée antérieurement [Vermeulen, 1997 a]

comme l'ancêtre de *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) ; ces deux espèces sont séparées par un intervalle stratigraphique s'étendant de la partie supérieure de la Zone à *Coronites darsi* jusqu'au sommet de la Zone à *Heinzia sayni*. Dans cet intervalle, aucune population intermédiaire entre *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856) et *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) n'a été trouvée dans le Sud-Est de la France. L'origine précise de *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) reste donc à élucider.

Le schéma évolutif antérieurement proposé [Vermeulen, 1997a] peut être modifié par la nouvelle hypothèse phylétique suivante [Vermeulen, 2000] : *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) pourrait être issue d'une espèce intermédiaire qui se situe phylétiquement entre elle et *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1938), et entre *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1938) et *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856). Lors de cette évolution (Tableau 9), *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) aurait pu à la faveur d'un épisode transgressif, et/ou de courants, recoloniser le domaine téthysien. Cette nouvelle hypothèse s'accorde bien avec une apparition très discrète mais brusque, au sommet de la Zone à *Heinzia sayni*, de spécimens déjà morphologiquement bien caractérisés.

À partir de *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841), la formation d'un sillon siphonal surcreusant la concavité ventrale, marque la naissance de *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850). Une population intermédiaire entre ces deux espèces, caractérisée par l'existence d'une légère dépression siphonale, a été interprétée initialement comme appartenant à *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) [Vermeulen, 1995 b] ; l'acquisition de cette nouvelle structure naissante se réalise à la fin de la phase acméique de *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) et marque la naissance d'un nouveau caractère morphologique à valeur spécifique. Cette population primitive doit donc être rattachée à *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850) qui est caractérisée en particulier par la naissance puis le développement de cette dépression siphonale [Vermeulen, 1996 a].

Dans un travail antérieur, nous avons figuré les spécimens n° 414091, 414152 et 414522 qui, par erreur de frappe [Vermeulen, 1996a], ont été attribués à *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) ; ils appartiennent en fait à *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850).

Aire de distribution : des spécimens de *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) ont été figurés, de Géorgie [Kotetishvili, 1970 ; 1980 ; 1989 ; Kvantaliani et Sakhelashvili, 1997], de Suisse [Ooster, 1860], d'Italie [Cecca et al., 1995], d'Algérie [Vermeulen, 1995 b] et de France [d'Orbigny, 1841 ; Arnaud et al., 1998 ; Vermeulen, 1995 b ; 1996 a ; 1997 a ; 1998 b].

Nous avons observé des spécimens algériens de *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) et nous avons récolté des spécimens à la Sierra de Foncalent

près Alicante, Espagne. M. Solignac, puis L. Memmi ont récolté des spécimens en Tunisie (Bled Tella et J. Oust). Quelques spécimens juvéniles, attribuables à cette espèce, ont été récoltés en Colombie.

Gerhardtia sartousiana (D'ORBIGNY, 1841) est donc une espèce très ubiquiste ; cette ubiquité permet d'étendre la zone qu'elle caractérise dans tout le domaine téthysien [Vermeulen, 1998 d].

GERHARDTIA provincialis (D'ORBIGNY, 1850)

Pl. 1, fig. 8 ; Pl. 49, fig. 1-11 ; Pl. 50, fig. 1-9 ; Pl. 51, fig. 1-10 ; Pl. 52, fig. 1-12 ; Pl. 53, fig. 1-14 ; Pl. 54, fig. 1-4 ; Pl. 55, fig. 4-7

Synonymie

- 1850 – *Ammonites provincialis* d'Orb. ; d'Orbigny, n° 598, p. 99.
- 1856 – *Ammonites didayanus* d'Orb. ; Karsten, Pl. II, fig. 7.
- 1856 – *Ammonites lindigii* KARSTEN ; Karsten, Pl. III, fig. 3.
- 1883 – *Pulchellia provincialis* d'Orb. ; Uhlig, Pl. XX, fig. 2.
- ? 1883 – *Pulchellia lindigi* Karst. ; Uhlig, Pl. XX, fig. 6.
- 1886 – *Ammonites didayanus* d'Orb. ; Karsten, Pl. II, fig. 7.
- 1886 – *Ammonites lindigii* KARSTEN ; Karsten, Pl. III, fig. 3.
- 1887 – *Ammonites didayanus* d'Orb. ; Karsten, Pl. II, fig. 7.
- 1887 – *Ammonites lindigii* KARSTEN ; Karsten, Pl. III, fig. 3.
- ? 1888 – *Pulchellia sellei* n. sp. ; Kilian, p. 232, Pl. II, fig. 3.
- non 1890 – *Pulchellia provincialis* D'ORBIGNY ; Sayn, p. 35, 36, Pl. I, fig. 16 ; Pl. II, fig. 7.
- non 1894 – *Pulchellia* cf. *provincialis* ORB. sp. ; Nicklès, p. 54, Pl. VI, fig. 11 ; Pl. VII, fig. 12.
- non 1898 – *Pulchellia provincialis* Orb. ; Simionescu, p. 83, 84, Pl. V, fig. 3.
- non 1900 – *Pulchellia provincialis* Orb. ; Simionescu, p. 10, Pl. V, fig. 3.
- ? 1903 – *Heinzia provincialis* (d'Orbigny) ; Hyatt, p. 131, 132, Pl. XV, fig. 19, 20.
- non 1903 – *Heinzia provincialis* (d'Orbigny) ; Hyatt, p. 131, 132, Pl. XVI, fig. 1-3.
- 1912 – *Pulchellia (Heinzia)* cf. *provincialis* Orb. ; Joleaud, p. 130, 131, Pl. I bis, fig. 42, 43.
- 1924 – *Carstenia lindigi* Karsten sp. ; Collet, p. 488-490, Pl. XV, fig. 1-6.
- 1924 – *Pulchellia provincialis* d'Orb. sp. ; Collet, Pl. XV, fig. 7.
- 1937 – *Ammonites provincialis* d'Orb. ; Cottreau, p. 55, 56, Pl. LXXVII, fig. 18, 19.
- ? 1938 – *Pulchellia provincialis* d'Orbigny ; Roschen, p. 142-144, Pl. VII, fig. 5-8.
- 1956 – *Heinzia (Gerhardtia) galeatoides reesedei* ROSCHEN ; Bürgl, p. 76, 77, Pl. XVIII, fig. 6.
- ? 1956 – *Heinzia (Gerhardtia) galeatoides galeatoides* (KARSTEN) ; Bürgl, Pl. XIX, fig. 1.
- ? 1956 – *Heinzia (Gerhardtia) veleziensis* HYATT ; Bürgl, p. 77, Pl. XXI, fig. 2.
- 1956 – *Heinzia (Heinzia) provincialis* (D'ORBIGNY) ; Bürgl, p. 79, 80, Pl. XXII, fig. 1, 2.
- ? 1956 – *Heinzia (Heinzia) provincialis* (D'ORBIGNY) ; Bürgl, p. 79, 80, Pl. XXII, fig. 4, 5, 6.
- ? 1956 – *Heinzia (Heinzia) colleti* n. sp. ; Bürgl, p. 80, 81, Pl. XXIII, fig. 1, 2, 4, 5.
- 1956 – *Heinzia (Carstenia) lindigii* (KARSTEN) ; Bürgl, p. 81-84, Pl. XXIV, fig. 1-7 ; Pl. XXV, fig. 1, 4.
- ? 1956 – *Heinzia (Carstenia) lindigii* (KARSTEN) ; Bürgl, p. 81-84, Pl. XXV, fig. 2, 3.
- 1958 – *Heinzia provincialis* (d'Orb.) ; Luppov et Drutschitz, Pl. XLIX, fig. 8.
- non 1967 – *Pulchellia provincialis* D'ORB. ; Baccelle et Lucchi Garavello, Pl. III, fig. 8 a, b, c.
- ? 1967 – *Carstenia lindigii* (Karsten) ; Dimitrova, p. 165, Pl. LXXX, fig. 9.
- non 1970 – *Heinzia provincialis* d'Orbigny ; Kotetishvili, p. 91, Pl. XVI, fig. 2.
- non 1980 – *Heinzia (Heinzia) provincialis* d'Orbigny ; Kotetishvili, p. 55-57, Pl. III, fig. 1-4.
- ? 1980 – *Heinzia (Heinzia) matura* Hyatt ; Kotetishvili, Pl. IV, fig. 3, 5.
- 1980a – *Pulchellia (Heinzia) provincialis* D'ORBIGNY, 1850 ; Vermeulen, p. 28-33, Pl. IV, fig. 5, 8-10.
- 1980a – *Pulchellia (Heinzia) lindigii* (KARST.) ; Vermeulen, Pl. IV, fig. 6, 7.
- non 1980 – *Pulchellia (Heinzia) provincialis* (D'ORBIGNY) ; Thomel, p. 129, fig. 257.
- 1980b – *Pulchellia (Heinzia) provincialis* (D'ORBIGNY) ; Vermeulen, p. 28-33, Pl. VI, fig. 5, 8-10.
- 1980b – *Pulchellia (Heinzia) lindigii* (KARST.) ; Vermeulen, Pl. VI, fig. 6, 7.
- 1987 – *Pulchellia (Heinzia) ouachensis* (Coquand) ; Autran et Delanoy, Pl. I, fig. 3.
- 1992 – *Heinzia provincialis* (d'Orbigny, 1850) ; Delanoy, p. 37, 38, Pl. 6, fig. 1-3, 7.

- ? 1992 – *Heinzia provincialis* (d'Orbigny, 1850) ; Delanoy, p. 37, 38, Pl. 6, fig. 4.
- 1992 – *Heinzia lindigii* (Karsten, 1856) ; Delanoy, p. 35, 36, Pl. 6, fig. 11.
- ? 1994 – *Heinzia (Gerhardtia) galeatoides* (KARSTEN) ; Avram, Pl. 19, fig. 14.
- non 1995 – *Pulchellia (Heinzia) provincialis* (D'ORBIGNY) ; Cecca, p. 62, fig. 2, a-e.
- non 1995 – *Heinzia provincialis* (d'Orbigny) ; Company *et al.*, p. 253, fig. 8, f.
- 1996a – *Heinzia (Gerhardtia) sartousiana* (D'ORBIGNY) ; Vermeulen, Pl. 2, fig. 9-14.
- 1997 – *Gerhardtia provincialis* (D'ORB.) ; Vermeulen, Pl. 4, fig. 1-9.
- 1998a – *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850) ; Vermeulen, Pl. 1, fig. 1, 2 ; Pl. 4, fig. 1-3.
- non 1999 – *Heinzia provincialis* (D'ORBIGNY) ; Avram, Pl. II, fig. 17, 18, 19.
- ? 1999 – *Heinzia provincialis* (D'ORBIGNY) ; Avram, Pl. II, fig. 16, 20.
- ? 1999 – *Heinzia (Gerhardtia) veleziensis* (HYATT) ; Patarroyo Gama, Pl. 9, fig. 6.
- ? 1999 – *Heinzia (Heinzia) colleti* BÜRGEL ; Patarroyo Gama, Pl. 12, fig. 5.
- 1999 – *Heinzia (Heinzia) provincialis* (D'ORBIGNY, 1850) ; Patarroyo Gama, p. 90-95, Pl. 13, fig. 4-7 ; Pl. 14, fig. 1.
- ? 1999 – *Heinzia (Heinzia) aff. provincialis* (D'ORBIGNY, 1850) ; Patarroyo Gama, p. 95, Pl. 14, fig. 2, 3.
- 1999 – *Carstenia lindigii* (KARSTEN, 1856) ; Patarroyo Gama, p. 96-99, Pl. 14, fig. 4-7.
- 2000a – *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850) ; Vermeulen, p. 27-43, Pl. 1, fig. 1-4 ; Pl. 2, fig. 1-12 ; Pl. 3, fig. 1-11.

Lectotype : dans sa description sommaire initiale, A. d'Orbigny n'a pas désigné d'holotype. En 1937 J. Cottreau publie une description synthétique des deux syntypes de A. d'Orbigny et en figure un, Pl. LXXVII (III), fig. 18, 19 ; c'est ce spécimen, conservé sous le numéro 5389 dans la collection A. d'Orbigny au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, qui est le lectotype de l'espèce.

Hypotypes : nous désignons comme hypotypes, le deuxième spécimen de la collection A. d'Orbigny, également numéroté n° 5389 [Vermeulen, 1980a, p. 29, Pl. IV, fig. 5], le spécimen de la collection Pictet figuré par V. Uhlig, conservé au Muséum d'Histoire Naturelle de Genève, Suisse [Uhlig, 1883, Pl. XX, fig. 2], ainsi que les spécimens n° 414502, 414513, 414519, 414521 et 414522, de notre collection..

Population type : nous désignons comme population type le lectotype, les hypotypes, ainsi que les spécimens

n° 414502, 414505, 414506, 414507, 414510, 414511, 414512, 414513, 414514, 414515, 414516, 414518 et 414521 de la coupe n° 043, Le Saut-du-Loup près Barrême.

Localité type : la localité type est la coupe n° 062, Ravin de Saint-Martin près Escragnolles, Alpes-Maritimes.

Localité hypotypique : coupe n° 043, Le Saut du Loup près Barrême, Alpes de Haute-Provence.

Strate type : nous désignons comme strate type le banc 314a/043 de la localité hypotypique.

Répartition stratigraphique : *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850) apparaît dans sa morphologie primitive à la base de la sous-zone qu'elle caractérise [Vermeulen, 1998], dans sa SHA (ex Horizon à *Gerhardtia sartousiana* et individus primitifs de *Gerhardtia provincialis*). Le maximum de sa phase acméique, où pullulent les formes typiques, est située quelques bancs plus haut, dans sa SHMA [ex Horizon à *Gerhardtia provincialis* in Vermeulen, 1998] et elle régresse très fortement avant le début de la phase acméique de *Hemihoplites feraudianus* (D'ORBIGNY, 1841). Un spécimen robuste a été trouvé par l'équipe de Grenade, Espagne, dans la Zone à *Imerites Giraudi* (renseignement oral de M. Company). Nous ne l'avons jamais récoltée dans et au dessus de la SHA de *Hemihoplites feraudianus*.

Matériel étudié : le lectotype et les hypotypes, ainsi que le spécimen n° 414099 du banc n° 22/062, coupe n° 062, ravin de Saint-Martin, Bail près Escragnolles ; les spécimens n° 414091, 414523, 414616, 414702 et 414983 du banc n° 162/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles ; les spécimens n° 414097, 414098, 414500, 414501, 414502, 414504 à 414518, 414521, 414524 à 414529, 414542, 414547, 414564 à 414569, 414571, 414598 et 414678 du banc n° 314a/043, coupe n° 043, le Saut du Loup près Barrême ; le spécimen n° 414519 du banc n° 282a/045, les spécimens n° 414503, 414522 et 414563 du banc n° 283a/045 et le spécimen n° 414520 du banc n° 284/045, coupe n° 045, oratoire de la Gardette près Vergons ; le spécimen n° 414575 de Laghet, Alpes-Maritimes ; les spécimens n° 414596 et 414645, de Val Estrech près La Gaude, Alpes-Maritimes et le spécimen n° 414152 du banc n° 79, coupe de la Sierra de Foncalent près Alicante, Espagne. Les spécimens n° ID 3103, ID 3113, ID 3119, ID 3160 à ID 3165 de Leiva, Boyaca ; les spécimens n° ID 3124, ID 3128, ID 3129, ID 3141, ID 3142 et ID 3167 de Velez, Santander ; le spécimen n° ID 3176 de Cundinamarca.

Mensurations

Les mensurations des syntypes de A. d'Orbigny ont été établies après dégagement d'une partie de la gangue. En fonction de l'état de conservation de ces spécimens, les mesures n'ont pas toujours été prises au diamètre maximum. Les mesures de l'holotype de *Gerhardtia*

lindigii (KARSTEN, 1856), données par P. Patarroyo Gama [1999, p. 97, spécimen n° MB. C. 1303] sont intégrées au tableau de mesures.

N°	D	H	E	O	NE	100 E/H	100 O/H
5389 (L)	33,4	15,4	11,2	7	13	72,7	45,5
5389 (H)	28,4	13,7	10	6,8	13	73	49,6
Uhlig	36,6	16,2	12,3	9,4	15	76,9	58
MB.C.1303	41,2	19,6	16,6	9	10*	84,7	45,9
414523	16,5	9,3	5,2	2	19	55,9	21,5
414616	42,1	20,8	12,7	8,3	17	61	39,9
414500	36,4	18,2	11,8	5,5	16	64,8	30,2
414501	26,9	15,1	7,2	3	24	47,7	19,9
414502	25,7	13,5	6,4	4	20	47,4	29,6
414505	29,5	14,9	10,4	6,2	17	69,8	41,6
414506	21	11,4	6	2,8	31	52,6	24,6
414507	27,8	14,9	13,2	3,5	21	88,6	23,5
414508	21,7	11,4	6,5	2,7	20	57	23,7
414509	13,4	7,4	4	2,4	20	54	32,4
414510	15,9	8,6	4,7	2,4	35	54,6	27,9
414511	26,2	12,6	10,7	6,4	12	84,9	50,8
414512	24	12,5	7,2	4	14	57,6	32
414513	37,3	18,2	11,9	7,5	13	65,4	41,2
414514	19,2	10,6	5,4	2,4	26	50,9	22,6
414515	39,6	18,8	14,5	8,6	13	77,1	45,7
414516	44,1	20,5	13,4	8,3	16	65,4	40,5
414517	12,8	6,6	4,5	2,6	15	68,2	39,4
414521a	31,9	15	15,2	7,5	12	101,3	50
414521b	41	18,3	17,5	10,2	14	95,6	55,7
414527	36,9	18,5	10,2	5,4	19	55,1	29,2
414528	33,9	15,5	11,5	7,4	16	74,2	47,7
414564	24	13	6,9	2,5	21	53,1	19,2
414503	25,6	14,2	9,3	4	16	65,5	28,2
414520a	39,5	18,4	12,8	8,7	13	69,6	47,3
414520b	53,3	24	16,7	14	16	69,6	58,3
414522	32,3	16,8	9,9	9,9	16	58,9	58,9
414575	34,7	16,6	13,7	7,7	11	82,5	46,4
414596	24,9	12,5	11	4,6	12	88	36,8
414645	34,2	16,7	12,5	6,3	15	74,8	37,7
Spécimens colombiens							
ID 3103	28	15	10,5	3,4	14	70	22,7
ID 3113	36,1	18,5	12,8	5,9	12	69,2	31,9
ID 3119	44,6	21,5	20,4	8,5	12	94,9	39,5
ID 3160	57,2	25,2	27	14,9	8	107,1	59,1
ID 3161	43,6	20,2	21,4	10	8	105,9	49,5
ID 3162	52,5	22,6	23,9	14,5	10	105,7	64,1
ID 3163	49	21,2	23,4	12,7	9	110,4	59,9
ID 3164	38,8	17,5	18,7	9,2	9	106,9	52,6
ID 3165	22,7	10	12	5	12	120	50
ID 3124	64,1	30,9	25,1	13,1	10	81,2	42,4
ID 3128	74,1	34,5	27,8	17,6	13	80,6	51
ID 3129	60,3	26,1	26	16,8	11	99,6	64,4
ID 3141	36	20	12,2	4,3	14	61	21,5
ID 3142	27	14,9	9,3	3,2	17	62,4	21,5
ID 3167	57,7	26,1	24,1	13,2	9	92,3	50,6
ID 3176	60	27	23	13,8	11	85,2	51,1

Diagnose : espèce à coquille légèrement évolutive, laissant voir les flancs des tours précédents sur environ

un tiers de leur hauteur. La section transversale des tours est plus haute que large à plus large que haute, selon l'affinité morphotypique. Le maximum d'épaisseur est situé entre le haut du tiers interne des flancs et la mi-flanc. Les côtes, plus ou moins larges selon les morphotypes, sont bien exprimées et forment dans la région latéro-ventrale les structures périphériques ; la vigueur de ces structures est variable et est plus ou moins liée à la robustesse des individus. Le ventre, délimité latéralement par les arêtes ventrales, est concave. Le sillon siphonal est étroit et il est bien délimité latéralement par deux lignes de direction longitudinale qui correspondent à une brusque variation de pente de la concavité ventrale. Chez les formes typiques, ce sillon siphonal surcreuse fortement la dépression ventrale.

Description : lectotype n° 5389-L ; ce spécimen est en partie recouvert par une gangue calcaire claire et glauconieuse.

À partir de 7,5 mm de hauteur de tour, les côtes naissent à la base de la paroi péri-ombilicale. Pour autant qu'on puisse en juger, les deux premières côtes péri-ombilicales ont une direction radiale et les suivantes acquièrent une direction proverse qu'elles conservent sur le tiers interne des flancs. Cette direction des côtes tend ensuite à devenir sub-radiale dans la partie médiane des flancs. À partir de la structure latérale, la direction des structures périphériques redevient nettement proverse. Vers le sommet du tiers interne des flancs, parfois un peu plus haut, certaines côtes internes bifurquent en se surélevant ; ces bifurcations ne semblent pas régulières et une côte intercalaire longue naissant sur le rebord péri-ombilical est visible sur le flanc gauche, entre deux côtes bifurquées. Toutes les côtes qui naissent sur la paroi péri-ombilicale sont très vigoureuses, sur le rebord péri-ombilical et à la base des flancs. Dans la région latéro-externe, les structures périphériques très vigoureuses sont semblable. La structure latérale est fortement proéminente et le parallélogramme latéro-ventral est concave dans la direction des côtes, avec une arête antérieure bien exprimée, une arête postérieure matérialisée par un coude sub-arrondi et une arête ventrale tranchante. Les retombées ventrales, très proverses, s'étirent vers l'avant en s'incurvant et en diminuant de largeur. Elles s'effacent au bord du sillon siphonal, juste avant d'atteindre les retombées ventrales situées en avant d'elles-mêmes. L'agencement des retombées ventrales contribue ainsi à mieux délimiter les bords du sillon siphonal.

Le ventre, recouvert par la gangue sur le dernier demi-tour, est délimité par les arêtes ventrales ; il est concave. Un sillon siphonal bien marqué surcreuse longitudinalement la dépression ventrale.

À partir de 8,5 mm de hauteur de tour, les côtes ont des orientations semblables à celles décrites précédemment. Les côtes primaires se renforcent aux points de bifurcation, au sommet du tiers interne des flancs, et les côtes principales se renforcent également dans cette

région des flancs. Les bifurcations sont moins fréquentes que précédemment et une alternance côte principale-côte intercalaire est fréquente. Les côtes secondaires et les côtes intercalaires naissent vers le sommet du tiers interne des flancs alors que les côtes principales et les côtes primaires naissent à la base de la paroi péri-ombilicale.

Les structures périphériques, recouvertes en partie par la gangue semblent posséder une morphologie analogue à celle des structures périphériques de la partie la plus jeune observable. Les structures latérales sub-losangiques deviennent légèrement moins vigoureuses vers l'ouverture.

Il y a treize côtes externes sur le dernier demi-tour.

L'ombilic est ouvert et laisse voir les flancs des tours précédents sur environ un tiers de leur hauteur. La paroi péri-ombilicale est abrupte et est fortement indentée par les côtes péri-ombilicales ; elle se raccorde progressivement au reste des flancs entre les côtes péri-ombilicales.

La ligne de suture possède une première selle latérale divisée en deux parties égales par un lobule auxiliaire très étroit et profond. La deuxième selle latérale est également divisée en deux parties presque symétriques par un lobule étroit. Le lobe latéral, situé entre la mi-flanc et le milieu du tiers externe des flancs, est très profond et plus étroit que les selles latérales ; sa terminaison est trifide et dissymétrique. Sur cette terminaison, le lobule sub-médian et le lobule interne sont très rapprochés ; ils se rejoignent à une hauteur presque moitié moindre que celle de la jonction du lobule sub-médian et du lobule externe. Le métalobe ombilical jouxtant la deuxième selle latérale a une terminaison trifide.

Principales caractéristiques des hypotypes

– Deuxième syntype n° 5389-H : la gangue de cet hypotype est un calcaire clair et glauconieux. Ce spécimen est légèrement plus robuste que le lectotype. La section transversale des tours est légèrement plus large que celle du lectotype, au tiers interne des flancs, et les ornements sont plus vigoureux. Les côtes, plus pincées que celles du lectotype, naissent dans la partie supérieure de la paroi péri-ombilicale ; elles s'élèvent sur le rebord péri-ombilical et restent très vigoureuses sur le tiers interne des flancs. Aux points de bifurcations, lorsqu'ils existent, elles s'élèvent longitudinalement et, dans la moitié la plus jeune du dernier tour, elles tendent à y former un point sub-épineux. Les structures périphériques très proéminentes sont toutes similaires et bien exprimées. Les structures latérales, surtout sur les deux tiers les plus jeunes du dernier tour, forment des tubercules quadrangulaires où les arêtes internes, latérales, postérieures et antérieures sont bien exprimées. Les arêtes latérales et antérieures sont les plus aiguës. Sur les bords du ventre, les arêtes ventrales sont très élevées et tranchantes. Les retombées ventrales sont comparables à celles observées sur le lectotype.

Chez cet hypotype, sur le demi-tour le plus jeune, à hauteur de tour identique, le sillon siphonal est plus profond, mieux délimité et légèrement plus étroit que celui du lectotype. L'ombilic de cet hypotype est légèrement plus ouvert que celui du lectotype.

– Spécimen figuré par V. Uhlig : comme les syntypes de A. d'Orbigny, le spécimen de la collection Pictet, figuré par V. Uhlig, provient d'Escagnolles. L'ornementation de la première moitié du dernier tour est très proche de celle du lectotype ; les côtes y sont cependant plus nombreuses et moins vigoureuses que celles du lectotype et les structures périphériques y sont plus allongées et moins proéminentes. Le spécimen figuré par V. Uhlig montre, sur la moitié la plus âgée du dernier tour, un effacement précoce des structures périphériques. L'ombilic est également plus ouvert que celui du lectotype.

Variabilité intraspécifique : la population de *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), représentée par les spécimens européens et colombiens, réalise les morphotypes robuste, gracile, plat et médian ; les spécimens appartenant à ces morphotypes sont reliés par de nombreux spécimens à caractères morphologiques et morphométriques intermédiaires. Les spécimens robustes possèdent des structures latérales convexes, plates ou concaves.

Le nombre de côtes par demi-tour de spire diminue au cours de la croissance chez la plupart des spécimens et le taux de diminution est variable selon les individus. Ce nombre augmente ensuite au stade adulte tardif. Les côtes péri-ombilicales sont très variables et elles peuvent avoir une direction fortement proverse à sub-radiale ; elles peuvent être très vigoureuses, larges ou pincées, plates et larges, ou absentes chez les spécimens juvéniles graciles et notamment chez les spécimens colombiens. Elles peuvent également être semblables et régulièrement espacées ou distantes avec des espaces intercostaux plus ou moins grands, ou bien très effacées. Elles se groupent parfois en faisceaux irréguliers chez les individus graciles ; ces observations ne sont pas exhaustives.

Les points de bifurcation des côtes peuvent être tuberculés ou se surélever en nodosités plus ou moins vigoureuses, généralement allongées dans la direction des côtes. Certaines côtes non bifurquées possèdent aussi des surélévations costales plus ou moins vigoureuses vers la mi-flanc.

Une expression morphotypique assez commune est réalisée par l'existence de retombées ventrales peu inclinées, associées à un sillon siphonal profond ; cette expression est surtout réalisée chez des spécimens robustes ou intermédiaires entre les morphotypes plat et robuste ainsi que médian et robuste.

Le sillon siphonal est moins profond, même lors de la phase acméique de l'espèce, chez les spécimens du morphotype gracile que chez les spécimens des morphotypes plat, médian ou robuste. Sur les très petits

spécimens en notre possession, il est déjà bien réalisé pour une hauteur de tour de 2 mm [Vermeulen, 1997 a, Pl. 4, fig. 4, 5, 6 ; ce travail, Pl. 50, fig. 4, 5, 6].

Affinités et différences : L'étude des spécimens colombiens de la collection M. Breistroffer montre qu'il n'existe que des différences morphologiques minimales entre *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850) et *Gerhardtia lindigii* (KARSTEN, 1856). Dans un diagramme de dispersion $NE = f(100 E/H)$, les spécimens types de ces deux espèces sont très proches et s'intègrent normalement dans le nuage de points caractérisant les variations intraspécifiques. Ces faits étayaient la synonymie que nous établissons.

Certains auteurs n'ayant pas considéré l'ouverture de l'ombilic comme critère distinctif important ont parfois classé dans *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850) des spécimens appartenant à des espèces plus anciennes [Nicklès, 1894 ; Simionescu, 1898 ; 1900] sans lien direct avec l'espèce de A. d'Orbigny.

Gerhardtia provincialis (D'ORBIGNY, 1850) a longtemps été confondue avec *Heinzia sayni* HYATT, 1903 [Sayn, 1890 ; Gignoux, 1920 ; Cecca, 1995 ; Company *et al.*, 1995 ; Avram, 1999] ou avec *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841), son espèce mère [Roschen 1937 ; Bürgl 1956 ; Kotetishvili 1980 ; Vermeulen 1980 a]. La description originale explicite mais très sommaire [d'Orbigny, 1850, p. 99] et la courte révision de J. Cottreau [1937] expliquent en grande partie ces confusions.

Nous avons mis en évidence [Vermeulen, 1980 a] l'apparition de la structure latérale et considéré cette structure comme caractéristique de *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850) ; à cette époque nous n'avions pas encore récolté de spécimen de *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841), et donc envisagé également la possibilité d'une synonymie [Vermeulen 1980 a, p. 31] entre cette espèce et *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850).

Plus récemment [Vermeulen, 1997] nous avons observé sur des spécimens de *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856) des renforcements de la partie interne des tubercules latéro-ventraux que nous interprétons comme des structures latérales primitives. Les structures latérales existent aussi chez *Heinzia sayni* HYATT, 1903 mais elles ne s'expriment bien que chez *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856), *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) et *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850) ; elles ne peuvent donc plus constituer un critère spécifique exclusif de *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850).

Gerhardtia provincialis (D'ORBIGNY, 1850) se différencie maintenant des autres espèces qui lui ressemblent, par un sillon siphonal profond, bien délimité sur ses bords et surcreusant longitudinalement la dépression ventrale. Ce caractère est très bien

exprimé dans la population correspondant au développement maximum de sa phase acméique.

Outre le sillon siphonal plus profond, plus étroit et mieux délimité sur ses bords, *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850) diffère de *Heinzia sayni* HYATT, 1903 par :

- une paroi péri-ombilicale plus indentée, notamment chez les individus jeunes ;
- des côtes souvent plus plates, plus larges et plus régulièrement bifurquées ;
- une section plus élancée et un ombilic moins ouvert, surtout chez les spécimens des morphotypes plat, médian et gracile ;
- une taille adulte beaucoup plus grande ;
- des côtes du stade adulte tardif moins coronitiformes et plus fugaces ;
- une position stratigraphique plus élevée.

L'espèce *Gerhardtia tuberculata* HYATT, 1903 a été créée pour le spécimen à port robuste, figuré par Gerhardt [1897, Pl. III, fig. 8a, b] sous le nom de *Pulchellia provincialis* D'ORB. var. *lindigii*. Seul l'examen de l'holotype permettrait une interprétation fiable de cette espèce. En son absence, et si la figuration reproduit bien le spécimen, il n'est pas possible de rapporter ce spécimen à *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850). Le sillon siphonal absent et la grande taille relative de l'ombilic permettent de le considérer comme un représentant du morphotype robuste de *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856). Si cette interprétation est correcte, les structures latérales déprimées ne seraient alors qu'une expression phénotypique robuste, commune aux différentes espèces du genre *Gerhardtia* HYATT, 1903.

Origine et devenir : *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850) est issue de *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841). Cette filiation est marquée par l'existence d'une association intermédiaire constituée d'individus typiques de *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841) et d'individus primitifs de *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850) possédant un sillon siphonal peu profond ; ces individus primitifs sont stratigraphiquement subordonnés aux individus typiques.

Gerhardtia provincialis (D'ORBIGNY, 1850) est une fin de lignée.

Aire de distribution : les spécimens figurés de *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850) proviennent de France, d'Espagne, d'Algérie et de Colombie. La présence de cette espèce est probable en Roumanie [Avram, 1994]. L. Memmi en a récolté un spécimen en Tunisie, à Potinville, au sud-est du Jebel Bou Kornine, ainsi que des spécimens affines à Beauvoir, au nord-ouest de Tunis.

3.8. Conclusions à l'étude des PULCHELLIINAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.*

La sous-famille des PULCHELLIINAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.* VERMEULEN, 1995 est exclusivement barrémien-

ne. L'espèce souche, *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841) est probablement issue du genre *Arnaudiella* VERMEULEN, 1997. Grâce à un cadre biostratigraphique très précis, nous avons pu déterminer les principales lignées génériques de cette sous-famille, ainsi que

BARRÉMIEN SUPÉRIEUR <i>pro parte</i>	ZONES	SOUS-ZONES et HORIZONS	ÉVOLUTION DES PULCHELLIINAE	
	<i>Gerhardtia sartousiana</i>	SHMA <i>Gerh. provincialis</i>		
		SHA <i>Gerh. provincialis</i>		
		SHA ? <i>Gerh. sartousiana</i>		
	<i>Heinzia sayni</i>	SHMA <i>Cam. limentinus</i>		
		SHA <i>Barr. barremense</i>		
		SHA <i>Heinzia sayni</i>		
	<i>Holcodiscus uhligi</i>			
		SHA <i>Holcodiscus uhligi</i>		
	<i>Coronites darsi</i>	SHA <i>Heinzia hispanica</i>		
		SHA <i>Macrosc. tirolensis</i>		
		SHMA <i>Heinzia caicedi</i>		
		SHMA <i>Curiolia heinzi</i>		
		SHA <i>Coronites darsi</i>		
	<i>Kotetishvilia compressissima</i>	SHA <i>Subtorcapella defayi</i>		
		SHMA <i>Heinzia communis</i>		
		SHA <i>Holc. caillaudianus</i>		
		SHMA <i>K. compressissima</i>		
		SHA <i>M. fallax</i> , <i>M. nodosus</i>		
	<i>Nicklesia pulchella</i>			
		SHA <i>Nicklesia pulchella</i>		
	<i>Kotetishvilia nicklesi</i>	SHA <i>Almoh. camelinus</i>		
		SHA <i>Kotetishvilia nicklesi</i>		

TABEAU 9.- L'évolution phylétique des PULCHELLIINAE DOUVILLÉ, 1911 *emend.*

l'évolution des espèces au sein de ces lignées.

Les cinq faits évolutifs majeurs qui marquent l'histoire des PULCHELLIINAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.* sont :

- l'apparition et l'extrême prolifération du genre *Nicklesia* HYATT, 1903 dans la partie moyenne du Barrémien inférieur, dans les Zones à *Nicklesia pulchella* et à *Kotetishvilia compressissima* ;
- la réalisation du genre *Heinzia* SAYN, 1890 à partir du genre *Nicklesia* HYATT, 1903, dans la Zone à *Kotetishvilia compressissima* et son évolution jusque dans la Zone à *Heinzia sayni* HYATT, 1903 ;
- l'individualisation des genres *Coronites* HYATT, 1903, *Curiolia* VERMEULEN, 1996 et *Memmiella* VERMEULEN, 1999 dans la Zone à *Coronites darsi*, zone sommitale du Barrémien inférieur ;
- la réalisation du genre colombien *Pulchellia* UHLIG, 1882, à partir du genre *Heinzia* SAYN, 1890 ou du genre *Nicklesia* HYATT, 1903, et son évolution vers le genre *Gerhardtia* HYATT, 1903 ;
- la migration très probable des *Gerhardtia* du Domaine Téthysien Andin vers et jusqu'au Domaine Téthysien Méditerranéen.

La sous-famille des PULCHELLIINAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.* VERMEULEN, 1995 disparaît dans le Barrémien supérieur. Tous ces faits sont illustrés par le tableau 9.

Remarques sur le schéma phylogénétique des PULCHELLIIDAE proposé par Patarroyo Gama [1999, p. 37, fig. 12].

L'auteur colombien propose un schéma phylogénétique des espèces de la famille des PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ dans lequel, sur dix-sept espèces citées, quatorze d'entre-elles appartiennent à la sous-famille des PULCHELLIINAE DOUVILLÉ *emend.*, telle qu'elle est conçue dans notre travail. Outre les conceptions spécifiques parfois douteuses et pour le moins peu explicitées, ce tableau amène les remarques suivantes :

- le nombre d'espèces typiquement colombiennes étudiées est faible en regard de celles décrites antérieurement par les auteurs et les listes synonymiques, parfois erronées [Patarroyo Gama, 1999, p. 63] n'expliquent pas ce nombre peu élevé ; en ce qui concerne les

PULCHELLIINAE DOUVILLÉ *emend.*, le schéma phylogénétique proposé page 37 est donc incomplet ;

- la conception de *Arnaudiella bertrandi* (NICKLÈS, 1894), nommée *Psilotissotia malladae* par P. Patarroyo Gama, est probablement erronée, ce qui explique son positionnement stratigraphique au-dessus de *Psilotissotia colombiana* (D'ORBIGNY, 1842) ; en effet, dans le domaine méditerranéen, où la biostratigraphie ammonitique du Barrémien inférieur est plus précise qu'en Colombie, l'espèce de R. Nicklès apparaît et disparaît avant l'apparition de *Psilotissotia colombiana* (D'ORBIGNY, 1842) et notamment bien avant sa phase acméique ;
- les deux morphotypes robustes correspondant typologiquement à *Buergliceras buerglii*, et *Gerhardtia lindigii* sont placés en dehors du schéma phylogénétique proposé ; il est regrettable que l'auteur colombien n'ait pas pu étudier les affinités que présente *Buergliceras buerglii* avec *Buergliceras maxima* (BÜRGL, 1956). Quant à *Gerhardtia lindigii*, nous avons montré [Vermeulen, 2000 a, p. 33] et nous le confirmons dans ce travail, que cette espèce colombienne n'est qu'une expression morphotypique robuste de *Gerhardtia provincialis* (D'ORB) ;
- *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856), nommée *Ammonites caicedi* KARSTEN dans le schéma évolutif proposé par l'auteur colombien, est reliée avec doute à *Heinzia communis* (BÜRGL, 1956), nommée *Pulchellia communis* BÜRGL dans ce tableau puis ultérieurement *Nicklesia communis* (BÜRGL, 1956) par l'auteur colombien. Nous avons déjà montré [Vermeulen, 1996 c, p. 64 ; 1997 a, p. 105, 106] que *Heinzia communis* (BÜRGL, 1956) caractérise le début de l'individualisation du genre *Heinzia* SAYN, 1890 et qu'elle est l'espèce mère de *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856) ;
- la filiation *P. galeata* → *P. fasciata* → *P. selecta* est intéressante ; elle demande à être confirmée par des études biostratigraphiques et statistiques précises car ces trois espèces sont morphologiquement et stratigraphiquement très proches et elles ne pourraient représenter que des variations intraspécifiques de *P. galeata* (VON BUCH, 1938).

Chapitre 7

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Au terme de notre travail, le moment est venu de faire le bilan des résultats acquis et des incertitudes qui subsistent.

Sur le plan stratigraphique, la biozonation ammonitique de l'Hauterivien supérieur est assez peu modifiée et elle s'enrichit de plusieurs biohorizons. La plupart des biohorizons que nous utilisons, comme ceux à *Cruasceras cruasensis*, à *Plesiospitidiscus ligatus*, à *Balearites balearis*, à *Spathicrioceras angulicostatum*, à *Pseudothurmannia mortilleti* et à *Pseudothurmannia picteti*, sont potentiellement des biochronohorizons, grâce à la découverte des espèces-index dans des bassins différents et éloignés. D'autres espèces, comme *Pseudomoutoniceras moutonianum*, *Hamulina alpina*, *Binelliceras binelli*, *Discoideella gabyi*, *Garroniceras seringei*, *Balearites labroussae* et *Acrioceras picteti* pourraient ultérieurement être utilisées comme index de biohorizons ; les révisions paléontologiques de ces espèces restent à faire et les positionnements stratigraphiques précis de leurs apparitions sont à déterminer.

Nous avons modifié la biozonation ammonitique du Barrémien inférieur à plusieurs reprises [Vermeulen, 1996 a ; 1997 a ; 1998 b ; 1998 c]. Les modifications correspondent à des affinages successifs qui ont permis d'établir le cadre biostratigraphique très détaillé utilisé dans ce travail. *Avramidiscus kiliani* (PAQUIER, 1900) est l'espèce-index de la zone basale du Barrémien ; elle remplace très avantageusement *Taveraidiscus hugii* (OOSTER, 1860), espèce dont la compréhension est problématique. Les limites de la Zone à *Nicklesia pulchella* sont précisées et l'Horizon à *Metahoplites fallax* et *Metahoplites nodosus*, que nous avons placé au sommet de cette zone, est maintenant positionné à la base de la Zone à *Kotetishvilia compressissima*, comme le préconisaient M. Compagny et al. [1995].

Dans la Zone à *Kotetishvilia compressissima*, la SHA de *Subtorcapella deeckeii* est remplacée par la SHA de *Subtorcapella defayi*, cette dernière étant légèrement plus élevée. *Subtorcapella defayi* est utilisée comme espèce-index de la sous-zone supérieure de la Zone à *Kotetishvilia compressissima* car sa grande fréquence, tant dans le bassin que sur la plate-forme, et ses caractéristiques morphologiques en font un excellent index sub-zonal. Son utilisation en tant qu'espèce-index pourra probablement être étendue à la plus grande partie du Domaine Téthysien Méditerranéen. *Coronites darsi* est une espèce dont l'ornementation est simple et de ce fait facilement reconnaissable ; cela permettra de déceler facilement sa présence au-delà de l'aire de

distribution connue actuellement, en évitant cependant la confusion peu probable avec des fragments d'adultes, plus évolutés, plus trapus et plus petits, de *Heinzia sayni*. Un nouvel Horizon à *Heinzia hispanica* (SHA) marque le sommet de la Zone à *Coronites darsi*. Cet horizon existe aussi dans le Sud-Est de l'Espagne et son extension à tout le Domaine Téthysien Méditerranéen est possible.

Le cadre biostratigraphique du Barrémien inférieur de la région stratotypique et de ses environs est maintenant très affiné et les corrélations biostratigraphiques bassin-plate-forme sont très précises (fig. 22). Ce cadre a vocation à être utilisé dans tout le Domaine Téthysien Méditerranéen. La plupart des horizons qui étaient distingués antérieurement sont maintenus ; certains doivent encore être repérés dans le bassin, en particulier dans la coupe stratotypique. Quelques horizons supplémentaires peu nombreux pourraient encore être positionnés dans les Zones à *Kotetishvilia nicklesi* et à *Nicklesia pulchella*, mais les espèces « candidates » sont encore à découvrir et à étudier.

La biozonation ammonitique du Barrémien supérieur s'enrichit de la nouvelle Zone basale à *Holcodiscus uhligi* ; par son apparition, cette nouvelle espèce-index est actuellement le meilleur marqueur de la limite historique Barrémien inférieur-Barrémien supérieur, telle qu'elle est encore admise actuellement par les géologues stratigraphes.

Dans la Zone à *Heinzia sayni*, équivalent probable de la Zone à *Ancyloceras vandenheckii* mal caractérisée paléontologiquement, les SHA de *Heinzia sayni* et de *Barrancyloceras barremense* sont repérées ; la SHMA de *Camereiceras limentinus* est positionnée au sommet de cette zone, alors qu'elle était placée antérieurement dans le milieu de la zone sus-jacente [Delanoy, 1997] ; elle remplace l'ancien Horizon à *Hemihoplites rusticus*. Dans la Zone à *Heinzia sayni*, où se produit une diversification importante au sein des genres *Ancyloceras* D'ORBIGNY, 1842 et *Barrancyloceras* VERMEULEN & BERT, 1998, de nouvelles espèces-index d'horizons pourraient être désignées : *Ancyloceras mojsisovicsi* (HAUG, 1889) est l'une d'entre elles.

La biostratigraphie de la Zone à *Gerhardtia sartousiana* n'est pas modifiée fondamentalement par rapport aux travaux antérieurs [Vermeulen, 1998 b ; 1998 c], si ce n'est la nouvelle nomination de la SHA de *Gerhardtia provincialis*, anciennement dénommée Horizon à *Gerhardtia sartousiana* et morphotypes primitifs de *Gerhardtia provincialis*. Quelques espèces

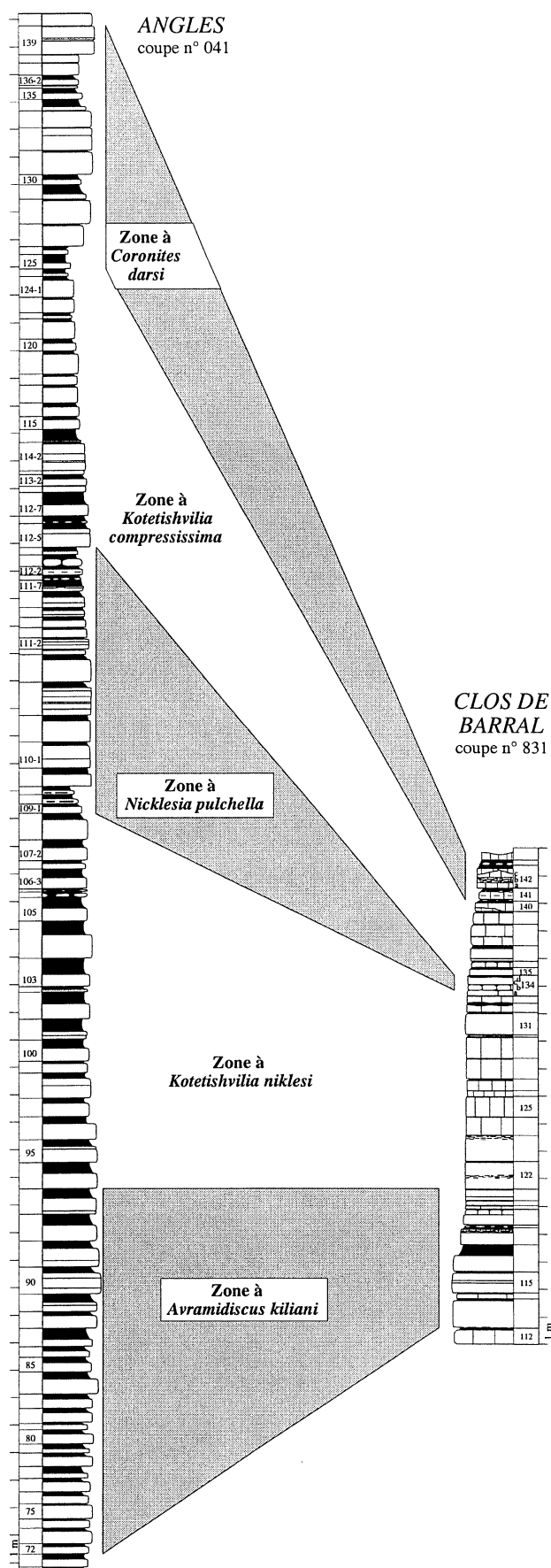
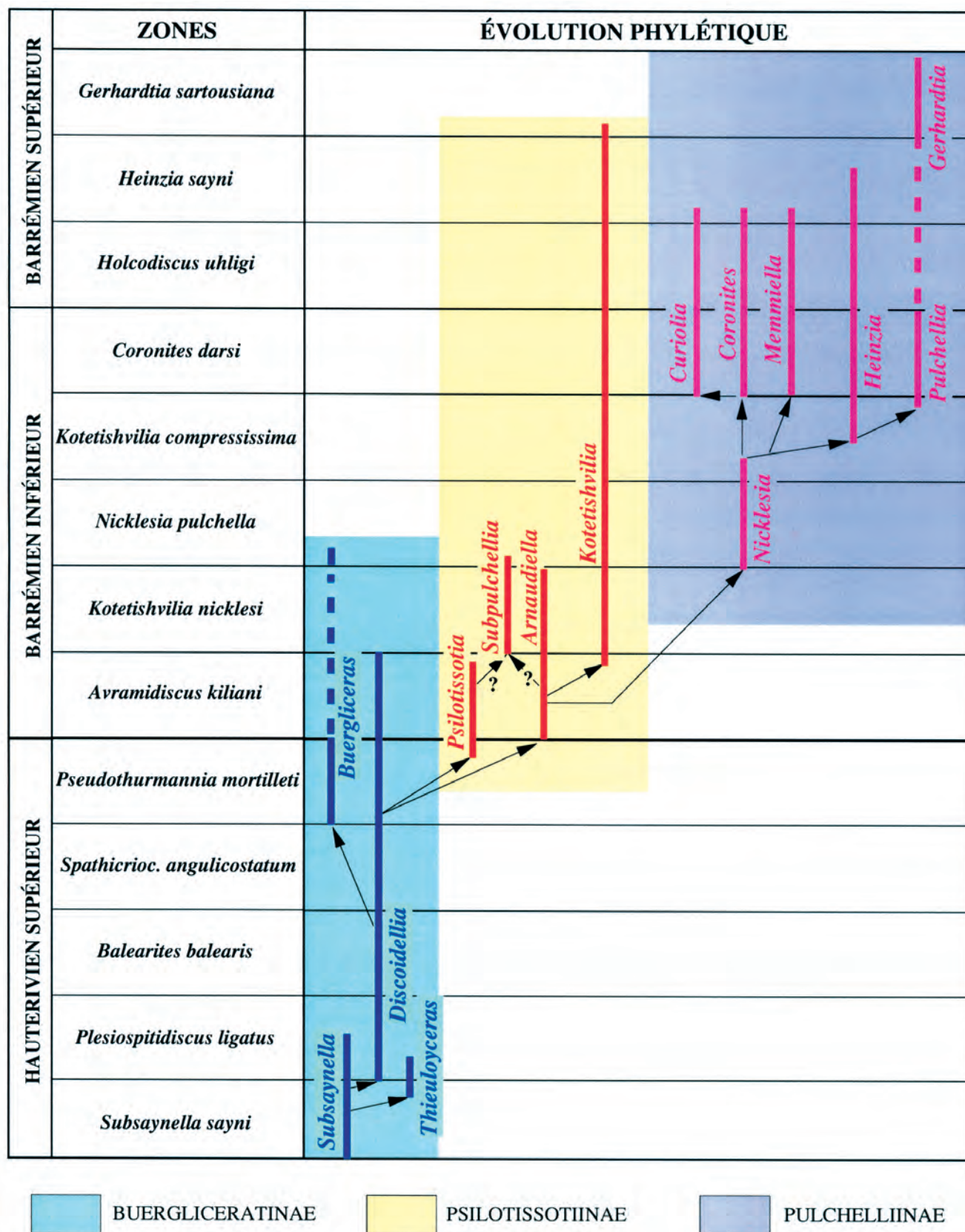


FIG. 22.— Corrérelations zonales du Barrémien inférieur entre le bassin (coupe d'Angles) et la plate-forme (coupe du Clos de Barral).

de la famille des HEMIHOPLITIDAE SPATH, 1924 pourraient peut-être devenir des espèces-index d'horizons mais, le cas de *Camereiceras limentinus* THIEULOY, 1979 en est un exemple, les études paléontologiques et stratigraphiques de ces nouveaux index potentiels devront être menées avec une extrême rigueur. La révision paléontologique de nombreuses espèces d'ammonites des Zones à *Heinzia sayni* et à *Gerhardtia sartousiana* n'est pas encore faite ; des modifications importantes de la biostratigraphie ammonitique de cet intervalle stratigraphique sont donc encore possibles et notamment la translation vers le bas de la limite inférieure de la zone à *Gerhardtia sartousiana*, qui marquerait alors l'apparition réelle de l'espèce-index.

Actuellement, seuls les travaux sur le Barrémien réalisés par l'équipe espagnole de l'Université de Grenade, Espagne [Company *et al.*, 1992 ; 1994 ; 1995] sont suffisamment précis pour pouvoir être comparés et corrélés avec les nôtres. En général, les coupes référentielles fiables publiées à ce jour sont peu nombreuses et les révisions des espèces-index, choisies ou potentielles, sont encore très peu nombreuses ou souvent trop sommaires, voire inexistantes.

Sur le plan paléontologique, les résultats nouveaux et les modifications conséquentes sont quantitativement et qualitativement très importants. Nous avons réalisé de nombreuses publications relatives à certains de ces résultats et modifications. Afin de mettre en évidence les grands traits de l'évolution et toutes les différentes lignées de la famille des PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.*, nous avons créé, dans ce travail ou antérieurement, deux nouvelles sous-familles, cinq nouveaux genres et quinze nouvelles espèces. Les espèces typologiques anciennes ont été regroupées en espèces morphovariantes, très proches de la notion d'espèce biologique. Nous avons, lorsque cela a été possible, précisé la variabilité intraspécifique, les relations phylétiques et les extensions stratigraphiques de tous ces taxa, nouveaux ou anciens. La famille des PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.* est donc maintenant conçue à partir de données phylétiques et phylogénétiques qui lui confèrent une homogénéité taxinomique très importante pour sa compréhension et donc pour sa stabilité ; elle a été divisée en trois sous-familles, chacune d'elles correspondant à un ensemble de lignées génériques phylétiquement liées et caractérisées par des processus évolutifs définis. Chez les BUERGLICERATINAE VERMEULEN, 1995 (tableau 10), le genre *Subsaynella* SPATH, 1923, constitué des espèces les plus anciennes de la famille, va évoluer pour donner les genres *Thieuloyceras* BRESKOVSKI, 1980 et *Discoideilia* VERMEULEN, 1995. Le genre *Buergericeras* ETAYO SERNA, 1968 s'individualise à partir du genre *Discoideilia* VERMEULEN, 1995. Nous avons créé plusieurs espèces nouvelles au sein de ces genres peu ou mal connus antérieurement à notre étude et les espèces anciennes ont été révisées et positionnées stratigraphiquement avec précision. Chez les PSILOTISSOTIINAE

TABLEAU 10.- L'évolution phylétique des PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 *emend.*

VERMEULEN, 1995 (tableau 10), les espèces du genre *Psilotissotia* HYATT, 1900, issu du genre *Discoideiella* VERMEULEN, 1995, vont évoluer selon trois processus essentiels très différents.

Le premier processus évolutif est surtout caractérisé par la perte de la carène siphonale puis par l'apparition (conséquence ?) de deux carènes latéro-ventrales ; il permet la réalisation du genre *Subpulchellia* HYATT, 1903, regroupant des espèces bicarénées. Sur le plan phylétique, une synonymie mineure de ce genre, par rapport au genre *Psilotissotia* HYATT, 1900, sera peut-être établie ultérieurement.

Le second processus évolutif, qui caractérise le genre *Arnaudiella* VERMEULEN, 1997, est marqué par la réalisation d'espèces à côtes larges et arrondies qui traversent un ventre arrondi. Au cours de l'évolution, la carène siphonale devient moins aiguë puis disparaît. Le stade ultime de ce processus est caractérisé par *Arnaudiella schlumbergeri* NICKLÈS, 1894, chez qui le ventre s'aplatit et les côtes se surélèvent dans la région latéro-ventrale, débordant ainsi fortement des flancs.

Ces deux premiers processus évolutifs débudent et divergent, probablement à partir d'une population du genre *Discoideiella* VERMEULEN, 1995, au sein de laquelle Cecca *et al.* [1998] ont distingué deux espèces, *Discoideiella vermeuleni* CECCA *et al.*, 1998 et *Discoideiella pseudobertrandi* CECCA *et al.*, 1998 ; bien que morphologiquement ces deux espèces puissent être mises en synonymie, nous avons préféré conserver leur distinction, dans une indépendance totale par rapport à leur nomination (...), car elles préfigurent bien, ainsi séparées, le processus amenant la séparation des *Psilotissotia* et des *Arnaudiella*.

Le troisième processus essentiel, caractéristique du genre *Kotetishvilia* VERMEULEN, 1997, est réalisé à partir des formes à ventre arrondi du genre *Arnaudiella* VERMEULEN, 1997. Il se manifeste par l'acquisition progressive de deux carènes latéro-ventrales juvéniles qui vont se développer, au-delà du stade juvénile lisse, sur les côtes. Dans la région latéro-ventrale et sur le ventre, l'atténuation puis la disparition des sillons intercostaux, concomitantes de l'élargissement latéro-ventral des côtes, vont permettre la réalisation d'espèces à carènes latéro-ventrales continues et lisses longitudinalement.

Les côtes larges et arrondies et le ventre convexe de certaines espèces de *PSILOTISSOTIINAE* VERMEULEN, 1995 annoncent la réalisation des formes primitives des *PULCHELLIINAE* DOUVILLÉ, 1911 *emend.* VERMEULEN, 1995, dont *Nicklesia pulchella* D'ORBIGNY, 1841 en est l'espèce la mieux connue.

Dans la sous-famille des *PULCHELLIINAE* DOUVILLÉ, 1911 *emend.*, à partir du genre *Nicklesia* HYATT, 1903, vont se réaliser diverses évolutions (tableau 10) :

- le genre *Pulchellia* UHLIG, 1882 se réalise par l'accentuation de la concavité ventrale qui existait déjà chez *Nicklesia didayana* D'ORBIGNY, 1841, espèce ultime du genre *Nicklesia* HYATT, 1903 et par la formation d'arêtes ventrales longitudinales aiguës ;
- à partir du genre *Pulchellia* UHLIG, 1882, l'ouverture de l'ombilic individualisera ensuite le genre *Gerhardtia* HYATT, 1903 ;
- à partir du genre *Nicklesia* HYATT, 1903, le genre *Coronites* HYATT, 1903 se réalise, par la formation d'un sillon siphonal, dans un ventre concave non limité par des arêtes ventrales, et par l'ouverture de l'ombilic ;
- à partir du genre *Coronites* HYATT, 1903, l'acquisition de tubercules en gouttes virgulées donnera probablement naissance au genre *Curiolia* VERMEULEN, 1998 ;
- le genre *Heinzia* SAYN, 1890 se réalise par l'élaboration de structures périphériques plus ou moins complexes et, chez ses espèces évoluées, par l'ouverture de l'ombilic ;
- les espèces du genre *Memmiella* VERMEULEN, 1999 possèdent une ornementation intermédiaire entre celle des espèces du genre *Curiolia* VERMEULEN, 1998 et celle des espèces du genre *Heinzia* SAYN, 1890 ; la naissance de *Memmiella crevolai* VERMEULEN, 1999, première espèce du genre, à la base de la Zone à *Coronites darsi*, permet de situer l'individualisation du genre *Memmiella* VERMEULEN, 1999 à un moment où les différents caractères morphologiques primitifs des genres *Heinzia* SAYN, 1890 et *Coronites* HYATT, 1903 sont en train de se réaliser. Tous ces résultats sur l'évolution temporelle des *PULCHELLIIDAE* DOUVILLÉ, 1890 *emend.* sont basés sur des données biostratigraphiques très précises et sur l'analyse de la répartition des caractères morphologiques au sein des différentes populations étudiées (tableau 10).

Remerciements

L'étude de la famille des PULCHELLIIDAE, commencée en 1968 a été souvent perturbée par les « aléas de la vie »; elle n'aurait pas pu se réaliser sans les aides diverses et nombreuses dont j'ai bénéficié à divers moments de son avancement.

Dans le cadre universitaire, à la Faculté des Sciences et Techniques de Nice, G. Thomel m'a aidé, dès 1968, dans mes premières recherches et R. Dars m'a ensuite permis de mener à bien la réalisation de mon doctorat de spécialité, soutenu en 1980. Treize ans de coopération en Afrique, de 1981 à 1993, ne m'ont pas éloigné du but que je m'étais fixé initialement et pendant mon séjour en République Centrafricaine à la Faculté des Sciences de Bangui, de 1981 à 1987, j'ai pu obtenir grâce à la compréhension et à l'amabilité de mes supérieurs hiérarchiques, J. Sioké-Raynaldi et J. M. Bassia, de nombreuses autorisations à rentrer en France pour y effectuer mes recherches sur le terrain. Pendant mon séjour à la Faculté des Sciences de Brazzaville, Congo, j'ai pu bénéficier des conseils amicaux de P. Giresse, de la Faculté des Sciences de Perpignan et j'ai bénéficié également de l'aide amicale de S. Lapitski et de celle de mes collègues congolais du département de géologie. Rentré définitivement en France fin 1993, H. et A. Arnaud m'ont accueilli à l'Institut Dolomieu de l'Université Joseph Fourier de Grenoble ; les aides technique et scientifique dont ils m'ont fait alors bénéficier, ainsi que celles de M. Argot et de J.-P. Thieuloy, ont été fondamentales pour l'aboutissement de mes recherches. Pour ces aides amicales et sincères, je les remercie tous très vivement.

J'adresse aussi mes remerciements les plus sincères à mon ami, G. Crevola de l'Université de Bordeaux, avec qui, alors étudiant, j'ai partagé mes premières investigations sur le terrain dans la région niçoise ; il m'a persuadé, en 1979, de reprendre mes recherches, alors que je les avais abandonnées « définitivement ».

Je n'oublierai pas non plus de remercier Monsieur le conservateur du Museum of Comparative Zoology de Cambridge, Massachusetts, Etats-Unis, Messieurs J.-C. Fischer, M. Company, P. A. Proz, A. Prieur, H. Gauthier, I. Kvantaliani, F. Cecca et Mesdames E. Kotetishvili, L. Memmi et U. Menkveld qui m'ont permis de visiter les collections dont ils assuraient la conservation et/ou m'ont envoyé des moulages de spécimens importants pour la compréhension de certaines espèces.

Je remercie également tous ceux qui m'ont aidé sur le terrain, dans mes recherches bibliographiques ou à des titres divers, et en particulier, Mesdames H. David, J. Charles, J. Defay, P. Talour, M. J. Garron, F. Néel, J. Ros-Vermeulen et L. Vermeulen, Messieurs P. Blasco, A. Pinel, G. Autran, P. Ewald, A. et M. Rouvier, J.-L. Gaby, J. Bini, J. Russier, J. Davoux, P. Lazarin, J.-P. Duyé, A. Poupon, D. Bert, L. Ebbo, J.-L. Antonini et J.-P. Verdoni ainsi que Mesdames D. Cachaux-Hereillat et G. Simonet qui ont guidé mes premiers pas dans le domaine de l'informatique et Monsieur P. Memmin et Madame H. Couratier qui ont réalisé l'essentiel des travaux photographiques.

Mes remerciements vont aussi à Messieurs les professeurs M. Company, G. Mascle, J. Rey et J. Thierry pour leur courage à pénétrer dans le monde (presque) obscur des PULCHELLIIDAE et pour avoir accepté de juger mon travail.

Je remercie très profondément ma mère, E. M. Dubois, pour son soutien sans faille, notamment depuis mon retour d'Afrique et j'espère que ma fille Stéphanie me pardonnera mes longues absences dues à mes recherches.

Je mettrai un terme à ces propos en pensant fortement à ceux qui m'ont aidé et qui ne sont plus, à R. Terestri mon premier maître, à mes amis J.-C. David, R. Garron et H. Curiol.

À mon neveu D. Gaby et à ma soeur M.-M. Vermeulen.

Références

- A**
- ABRAMIAN M.S., AVAKIAN L.A., AZARIAN N.R., AKOPIAN V.T. (DIRECTEUR), ARAKELIAN R.A., ASLANIAN P.M., ATABEKIAN A.A., BOBKOVA N.N., BOUBIKIAN S.A., GRIGORIAN S.M., GROUT T.A., JOURAVLEVA F.A., ILINA T.G., KOUZMITCHEVA E.I., MAGOURA G.I., MARTIROSSIAN A., MOROZOVA I.P., PAPOIAN A.S., PORETSKAIA E.S., RAOUZER-TCHERNOUSSOVA D.M., REITLINGER E.A., ROZOVSKAIA S.E., SAAKIAN-GUEZALIAN N.A., SARITCHEVA T.G., SOKOLSKAIA A.N., SITOVA V.A., OULITINA L.M., TCHOUDINOVA I.I., CHEVIREV A.A., CHIMANSKI V.N. & CHTCHEROVITCH S.F. (1974).— Atlas des faunes fossiles de la République Socialiste d'Arménie. *Acad. Sci. Rep. Arménie, Inst. Sci. Géol.*, 267-268, Pl. 94, Édit. Rép. Soc. Arménie.
- ADAMIKOVA G., MICHALIK J. & VASICEK Z. (1983).— Composition and ecology of the « *Pseudothurmannia* -fauna », lower Barremian of the Krizna-Nappe in the Strazovské Vrchy Mts. *Geologica Carpathica*, **34**, 5, 591-615, 2 Pl., Bratislava.
- AGUADO R., COMPANY M., O'DOGHERTY L., SANDOVAL J. & TAVERA J.M. (1992).— Biostratigraphic analysis of the pelagic Barremian/Aptian in the Betic Cordillera (southern Spain) : Preliminary data. *Cretaceous Research*, **13**, 445-452.
- AGUADO R., COMPANY M., SANDOVAL J. & TAVERA J.M. (2001).— Caracterización bioestratigráfica del límite Hauteriviense-Barremiense en las Cordilleras Béticas. *Geotemas*, **3**, 2, 127-130.
- AGUIRRE URRETA M. B. & KLINGER H. C. (1986).— Upper barremian HETEROCERATINAE (CEPHALOPODA, AMMONOIDEA) from Patagonia and Zululand, with comments on the systematics of the family. *Ann. S. Afr. Mus.*, **96**, 8, 315-358, Cape Town.
- ALIEV R. A. (1966).— Une nouvelle Ammonite du genre *Subpulchellia* du Barremien du Caucase. *Acad. Sci. Azerbaidjan C. C. P.*, 139-140, Bakou.
- ALPERN B. (1968).— Le Concept de Biozone en Palynologie Houillère. *Paläont. Abh. B.*, III, 3/4, 277, 278, Prague.
- ALPERN B. & DURAND S. (1972).— Les méthodes de la palynologie stratigraphique. *Mém. B.R.G.M., Fr.*, n° 77, 201-216.
- AMBROGGI R. (1963).— Étude géologique du versant méridional du Haut-Atlas occidental et de la plaine du Souss. *Notes Mém. Géol. Maroc*, **157**, 1-321, 3 tab. h. text., 1 carte, Rabat.
- AMBROGGI R. & BREISTROFFER M. (1959).— Stratigraphie du Crétacé du Haut-Atlas occidental (Sud marocain). *Congr. Geol. Int. 1956*, XX° Ses., **II**, 33-39, Mexico.
- ANDELKOVIC M (1956).— La constitution géologique et tectonique des montagnes de Gledici (Serbie centrale-Sumadija). *Ann. Géol. Pén. Balkanique*, **XXIV**, 172-177, 7 Pl., Belgrade.
- ANDERSON F. M. (1902).— Cretaceous Deposits of the Pacific Coast. *California Acad. Sci.*, **3**, Geol., **II**, n°1, 77-149, San Francisco.
- ARKELL W. J., KUMMEL B. & WRIGHT C. W. (1957) (réimpression 1968).— Mesozoic Ammonoidea. *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part L, Mollusca 4, Cephalopoda, Ammonoidea, 80-490. Géol. Soc. of America and Univ. of Kansas Press, R. C. Moore édit.
- ARNAUD-VANNEAU A. (1986).— Épisodes transgressifs et renouvellements des foraminifères benthiques sur les plates-formes du Crétacé inférieur du sud de la France. *Bull. Centre Rech. Explor. Prod. Elf-Aquitaine*, **10**, 2, 405-420, Pau.
- ARNAUD H., ARNAUD-VANNEAU A., BLANC-ALETRU M. C., ADATTE T., ARGOT M., DELANOY G., THIEULOY J.P., VERMEULEN J., VIRGONE A., VIRLOUVET B. & WERMEILLE S. (1999).— Répartition stratigraphique des orbitolinidés de la plate-forme urgonienne subalpine et jurassienne (SE de la France). *Géologie Alpine* 1998, **74**, 3-89, 7 Pl., Grenoble.
- ARNAUD-VANNEAU A. & ARNAUD H. (1976).— L'évolution paléogéographique du Vercors au Barrémien et à l'Aptien inférieur (Chaînes subalpines septentrionales, France). *Géologie Alpine*, **52**, 5-30, Grenoble.
- ARNAUD-VANNEAU A., ARNAUD H. & THIEULOY J. P. (1976).— Bases nouvelles pour la stratigraphie des calcaires urgoniens du Vercors. *Newsl. Stratigr.*, **5**, 2/3, 143-159, Stuttgart.
- ARNAUD-VANNEAU A., ARNAUD H., ADATTE TH., ARGOT M., RUMLEY G. & THIEULOY J. P. (1987).— The lower Cretaceous from the Jura platform to the vocontian basin (Swiss Jura, France). *Third Int. Cret. Symp.*, 109-123, Tübingen.
- ARNAUD-VANNEAU A., ARNAUD H., BOISSEAU TH., DARSAC C., THIEULOY J. P. & VIEBAN F. (1982).— Synchronisme des crises biologiques et paléogéographiques dans le Crétacé inférieur du S. E. de la France : un outil pour les corrélations plate-forme - bassin. *Géologie Méditerranéenne*, **IX**, n° 3, 153-165, Aix en Provence.
- ASTIER J. E. (1851).— Catalogue descriptif des *Ancyloceras* appartenant à l'étage Néocomien d'Escagnolles et des Basses-Alpes. 1-27, Barret impr., Lyon.
- AUTRAN G. (1993).— L'évolution de la marge nord-est provençale (Arc de Castellane) du Valanginien moyen à l'Hauterivien à travers l'analyse biostratigraphique des séries de la région de Peyroules : Séries condensées, discontinuités et indices d'une tectogenèse distensive. *Paléobiologie. Ann. du Mus. Hist. Nat. Nice*, **X**, 1-240, 13 Pl..
- AUTRAN G. & DELANOY G. (1987).— Mise en évidence d'un niveau à ammonites aptiennes dans la basse vallée du Var (Alpes-Maritimes, France) conséquences paléogéographiques. *Geobios*, n° 20, 3, 415-422, 1 Pl., Lyon.
- AUTRAN G., DELANOY G. & THOMEL G. (1986).— Discussion critique des genres d'Ammonites déroulées: *Toxoceras* d'Orbigny 1840, *Hemibaculites* Hyatt 1900 et *Moutoniceras* Sarkar 1954. Proposition d'un nouveau genre *Pseudomoutoniceras* pour l'espèce *T. annulare* d'Orbigny. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **303**, série II, 11, 1059-1064, Paris.
- AVRAM E. (1976).— Les fossiles du flysch éocénacé et des calcaires tithoniques des hautes vallées de la Doftana et du Tirlung (Carpathes orientales). *Mém. Inst. Géol. Phys. Bucarest*, **XXIV**, 49-52, Bucarest.
- AVRAM E. (1983).— Barremian ammonite zonation in the Carpathian area. *Zitteliana*, **10**, 509-514, Munich.
- AVRAM E. (1984).— Correspondent species of the genera *Macroscephites* MEEK and *Costidiscus* UHLIG. *Univ. Bucarest, 75 years Lab. Pal., Special Vol.*, 67-80, Bucarest.
- AVRAM E. (1988).— The Early Cretaceous (Berriasian-Barremian) Ammonite Assemblage in Romania. *3° Int. Cret. Symp.*, 607-619, Wiedmann J., Kullmann J. édit..
- AVRAM E. (1990).— *Haplobrancoceras* n. g., Ammonite barrémienne à ligne cloisonnaire simplifiée. *D. S. Inst. Geol. Geofiz.*, **74/3**, 1987, 27-32, 1 Pl., Bucarest.
- AVRAM E. (1995 a).— Lower Cretaceous (Valanginian-Early Aptian) ammonite succession in the Svinita region (SW Rumania). *Mém. H. Sér. Géologie Alpine*, **20**, 1994, 113-167, Grenoble.
- AVRAM E. (1995 b).— Representatives of the Family *Holcodiscidae* SPATH, 1924 (*Ammonitina*) in Rumania. *Mem. Descr. C. Geol. Italia*, **LI**, 11-45, 7 Pl., Rome.
- AVRAM E. (1999).— The Ammonites of the family *PULCHELLIIDAE* HYATT, 1903 (*AMMONITINA*) in Romania. *Acta Palaeontologica Romaniae*, **2**, 15-26, 2 Pl., Bucarest.

- AVRAM E. & M. MELINTE (1998).— The Hauterivian-Barremian stage boundary in Svinita area (Banat, SW Romania). *Rom. J. Strat.*, **4**, 77, 37-46, Bucarest.
- AZEMA J. (1965).— Sur l'existence d'une zone intermédiaire entre Prébétique et Subbétique dans les Provinces de Murcie et d'Alicante (Espagne). *C. R. Acad. Sci. Paris*, **260**, Gr. 9, 4020-4023, Paris.
- AZEMA J., BOURROUILH R., CHAMPETIER Y., FOURCADE E. & RANGHEARD Y. (1974).— Rapports stratigraphiques, paléogéographiques et structuraux entre la Chaîne ibérique, Les Cordillères bétiques et les Baléares. *Bull. Soc. Géol. France*, 7^e série, **XVI**, 2, 140-160, Besançon.
- AZEMA J., FOUCAULT A., FOURCADE E. & CHAMPETIER Y. (1975).— Le Crétacé dans la partie orientale des zones externes des Cordillères bétiques. *Prim. Col. Estratigr. y Paleogeogr. Cret. Espana*, **7**, 1, 159-217.
- B**
- BACCELLE L. & LUCCHI GARAVELLO A. (1967a).— Prima segnalazione di Ammoniti aptiane e albiane nelle Dolomiti. *Ann. Univ. Ferrara*, **IX**, **IV**, n° 7, 91-101, 1 Pl., Ferrara.
- BACCELLE L. & LUCCHI GARAVELLO A. (1967b).— Ammoniti del livelli cretaci di la Stua (Cortina d'Ampezzo). *Ann. Univ. Ferrara*, **N. S.**, **IX**, Geol-Paleont., **IV**, n° 9, 117-153, 3 Pl., Ferrara.
- BALTRES A. & BRUSTUR T. (1973).— Note sur une faune du Barrémien inférieur localisée dans la partie méridionale des monts Haghimas. *D. S. Sedint.*, **LIX**, 3 Paléontologie, 39-47, 1 Pl., Bucarest.
- BARON (1887).— Recherches dans le terrain crétacé inférieur et moyen des Alpes-Maritimes. *Bull. Soc. Géol. France 1886-1887*, **3**, **XV**, p. 153, Paris.
- BARTOLOCCI P., BERARDINI M., CECCA F., FARAONI P., MARINI A. & PALLINI G. (1992).— Preliminary results on correlation between Barremian ammonites and magnetic stratigraphy in Umbria-Marche Apennines (Central Italy). *Palaeopelagos*, **2**, 63-68, Rome.
- BASSE E. (1928).— Sur quelques invertébrés crétacés de la Cordillère andine. *C.R. Somm. S. Soc. Géol. France*, **4**, **XXVIII**, 113-147, 2 Pl., Paris.
- BATALLER J. R. (1952).— Lucas Mallada. En el XXX aniversario de su muerte. *Estudios Geológicos*, **VIII**, n° 15, 85-108, 8 Pl., Institut Lucas Mallada édit., Madrid.
- BAUDIN F., FARAONI P., MARINI A. & PALLINI G. (1997).— Organic matter characterisation of the «Faraoni Level» from Northern Italy (Lessini Mountains and Trento Plateau): comparison with that from Umbria-Marche Apennines. *Palaeopelagos*, **7**, 41-51, Rome.
- BAUDIN F., BULOT L. G., CECCA F., COCCIONI R., GARDIN S. & RENARD M. (1999).— Un équivalent du « Niveau Faraoni » dans le Bassin du Sud-Est de la France, indice possible d'un événement anoxique fini-hauterivien étendu à la Téthys méditerranéenne. *Bull. Soc. Géol. France*, **170**, 4, 487-498, Paris.
- BERT D. & DELANOY G. (2001).— Considérations nouvelles sur quelques représentants barrémiens des Pulchelliidae DOUVILLE, 1890 et des Hemihoplitidae SPATH, 1924 (Ammonoidea). *Ann. Mus. Hist. Nat. Nice* 2000, **XV**, 63-89, Nice.
- BESSE J., BOISSEAU T., ARNAUD-VANNEAU A., ARNAUD H., MASCLÉ G. & THIEULOY J.-P. (1986).— Modifications sédimentaires, renouvellements de faunes et inversions magnétiques dans le Valanginien de l'hypotratype d'Angles. *Bull. Centre Rech. Explor.-Prod. Elf-Aquitaine*, **10**, 2, 365-368, Impr. L. Jean, Gap.
- BEVIA J. L. (1973).— Contribucion al conocimiento geologico de las sierras de Foncalent y Mediana (Alicante). *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Geol.)*, 307-339.
- BIELY A., MEMMI L. & SALAJ J. (1973).— Le Crétacé inférieur de la région d'Enfidaville. Découverte d'Aptien condensé. *Ann. Mines Géol.*, n° 26, livre jubilaire M. Solignac, 169-178, Tunis.
- BLAYAC J. (1896).— Sur le Crétacé inférieur de la vallée de l'Oued Cherf. *C. R. Acad. Sci.*, 1-3, 30/11/1896, Paris.
- BLAYAC J. (1899).— Sur le Crétacé inférieur du bassin de l'Oued Cherf. *Ann. Univ. Grenoble*, **XI**, 465-473, Allier impr., Grenoble.
- BLAYAC J. (1908).— Note sur l'existence de formations récifales à la base du Barrémien inférieur au djebel Taya et au djebel Debar, près Guelma (Algérie). *Bull. Soc. Géol. France*, **VIII**, 73-77.
- BLAYAC J. (1912).— Esquisse géologique du bassin de la Seybousse et de quelques régions voisines; 2^e partie, Terrains crétacés. 153-389, Jourdan édit., Alger.
- BOGDANOVA T. N., EGOYAN V. L., KAKABADZE M. V., KOTETISHVILI E. V., MIKHAILOVA I. A., POKHIALAINEN V. P., PROZOROVSKI V. A., SAVELIEV A. A., SAKHAROV A. S. & SHULGINA N. I. (1989).— Zones of Cretaceous system in the USSR. *Acad. Sci. U. S. S. R.*, **20**, 1-240, Leningrad.
- BOLETZKY S. V. (1974).— Effets de la sous-nutrition prolongée sur le développement de la coquille de *Sepia officinalis* L. (MOLLUSCA, CEPHALOPODA). *Bull. Soc. Zool. France*, **99**, n° 1, 667-673, 3 Pl.
- BOLETZKY S. V. (1999).— Biologie et biogéographie des céphalopodes actuels. *Bull. Soc. Géol. France*, **170**, n° 2, 205-215, Paris.
- BOISSEAU T., THIEULOY J.-P., ARNAUD-VANNEAU A. & ARNAUD H. (1982).— Crises biologiques, coupures biostratigraphiques et migrations de faunes : l'exemple du Valanginien dans le Sud-Est de la France. 9^e R.A.S.T., Soc. Géol. Fr. édit.
- BRAGA J. C., COMPANY M., LINARES A., RIVAS P. & SANDOVAL J. (1982).— Contribucion al conocimiento bioestratigrafico del Hauteriviense-Barremiense en la region de Jaén. *Cuadernos Géol. Iberica*, **8**, 677-689, 1 Pl., Madrid.
- BREISTROFFER M. (1936).— Sur quelques Céphalopodes du Crétacé de Colombie. *C. R. Somm. S. Soc. Géol. France*, séance du 4 Mai, 155-157, Paris.
- BREISTROFFER M. (1947).— Sur les zones d'Ammonites dans l'Albien de France et d'Angleterre. *Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Grenoble*, **XXVI**, 1-88, Grenoble.
- BRESKOVSKI S. (1965).— Sur le niveau stratigraphique et la valeur biostratigraphique de *Holcodiscus caillaudianus* (d'ORBIGNY, 1850) et *Pulchellia compressissima* (d'ORBIGNY, 1840). *Carp. Balk. Geol. Assoc.*, VII congrès, Part II, 1, 211-215, 1 Pl., Sofia.
- BRESKOVSKI S. (1966).— Biostratigraphie du Barrémien au Sud du village de Brestak, dans la région de Varna. *Acad. Bulg. Sciences*, 71-121, 10 Pl.
- BRESKOVSKI S. (1973).— Particularités asynchrones dans l'évolution de la faune du Barrémien inférieur en Bulgarie. *C. R. Acad. Bulgare Sci.*, **26**, 2, 263-265, Sofia.
- BRESKOVSKI S. V. (1975).— Les zones et sous-zones ammonitiques dans l'étage Barrémien en Bulgarie du Nord-Est. *Geol. Balkan.*, **5**, 2, 47 - 66, Sofia.
- BRESKOVSKI S. (1977).— Sur la classification de la famille *DESMOCERATIDAE* ZITTEL, 1895 (*AMMONOIDEA*, CRÉTACÉ). *C. R. Acad. Bulgare Sci.*, **30**, n° 6, Géol.-Paléont., 891-894, Sofia.
- BRESKOVSKI S. V. (1980).— Des genres nouveaux du Crétacé inférieur de la famille *DESMOCERATIDAE* ZITTEL, 1895 (*AMMONOIDEA*). *C. R. Acad. Bulgare Sci.*, **33**, 2, 245-248, Sofia.
- BUCH L. VON (1838).— über den zoologischen Charakter der Secundär-Formationen in Süd Amerika. *Denk. K. Ak. D. Wiss.*, 54-67, Berlin.
- BUCH L. VON (1839).— Pétrifications recueillies en Amérique par Mr. A. de Humboldt et par Charles Degenhardt. p. 12, n° 10, Pl. II, fig. 20, Berlin.
- BULOT L. G. & THIEULOY J.-P. (1993).— Implications chronostratigraphiques de la révision de l'échelle biostratigraphique

- du Valanginien supérieur et de l'Hauterivien du Sud-Est de la France. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **317**, II, 387-394, Paris.
- BULOT L. G., THIEULOY J.-P., BLANC E. & KLEIN J. (1992).— Le cadre stratigraphique du Valanginien supérieur et de l'Hauterivien du Sud-Est de la France: Définition des biochronozones et caractérisation de nouveaux biohorizons. *Géologie Alpine*, **68**, 13-56, Grenoble.
- BULOT L. G., THIEULOY J.-P., ARNAUD H. & DELANOY G. (1995).— The Lower Cretaceous of the South Vocontian basin and margins. *Mém. H. Sér. Géologie Alpine*, **20**, 1994, 383-399, Grenoble.
- BÜRL H. (1954).— El Cretaceo inferior en los alrededores de Villa de Leiva (Boyaca). *Bol. Geol.*, **I**, n° 1, 5-22, Bogota.
- BÜRL H. (1956).— Catalogo de las ammonitas de Colombia, Parte I, *Pulchelliidae*. *Bol. Geol.*, **4**, n° 1, 1-119, Bogota.
- BÜRL H. (1957).— Biostratigrafía de la sabana de Bogota y alrededores. *Bol. Geol.*, **V**, n° 2, 119-134, Pl. V et VI, Bogota.
- BÜRL H. (1960).— Geologia de la peninsula de La Guajira. *Bol. Geol.*, **VI**, n° 1-3, 129-168, Pl. VIII, Bogota.
- BUROLLET P. F., MEMMI L. & M'RABET A. (1983).— Le Crétacé inférieur de Tunisie. Aperçu stratigraphique et sédimentologique. *Zitteliana*, **10**, 255-264, Munich.
- BUSNARDO R. (1957).— Etude stratigraphique des marnes à ammonoïdes de la région de Constantine. *Publ. Serv. C. Géol. Algérie*, N. S., n° 13, 7-65, Alger.
- BUSNARDO R. (1965 a).— Le stratotype du Barrémien. I. - Lithologie et macrofaune. *Mém. Bur. Rech. Géol. Min.*, **34**, 101-116, Paris.
- BUSNARDO R. (1965 b).— Rapport sur l'étage Barrémien. *Mém. Bur. Rech. Géol. Min.*, **34**, 161-169, Paris.
- BUSNARDO R. (1970).— *Torcapella*, nouveau genre d'Ammonites du Barrémien inférieur. *Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, **37**, 85-131, 2 Pl..
- BUSNARDO R. (1970).— Les *Pseudothurmannia* (Ammonoidea) de l'Hauterivien supérieur de la Montagne de Lure. *Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, **37**, 133-143, 1 Pl..
- BUSNARDO R. & DAVID L. (1957).— Contribution à l'étude des faunes d'Ammonoïdes de Medjez Sfa (Est Constantinois). *Publ. Serv. C. Géol. Algérie* N. S., n° 13, 67-123, 3 Pl., Alger.
- BUSNARDO R. & DURAND DELGA M. (1960).— Données nouvelles sur le Jurassique et le Crétacé inférieur dans l'Est des Cordillères bétiques (régions d'Alcoy et d'Alicante). *Bull. Soc. Géol. France*, **7**, **II**, 278-287, Paris.
- BUSNARDO R. & FOURY G. (1966).— Le Barrémien et ses limites dans le centre de la Montagne de Lure (Basses-Alpes). *Bull. Soc. Géol. France*, **7**, **VIII**, 415-422, Paris.
- BUSNARDO R. & MEMMI L. (1972).— La série infracrétacée du djebel Oust (Tunisie). *Notes Serv. Géol. Tunisie*, **38**, 7, 49-61, Tunis.
- BUSNARDO R. & THIEULOY J. P. (1984).— Synthèse Géologique du Sud-Est de la France, 1.3. - Échelles biostratigraphiques, 1.3.1. — Ammonites. *Mém. Bur. Rech. Géol. Min.*, **125**, 292, 293.
- BUSNARDO R. & VERMEULEN J. (1986).— La limite Hauterivien-Barrémien dans la région stratotypique d'Angles (Sud-Est de la France). *C. R. Acad. Sci. Paris*, **302**, série 2, 7, 457-459, Paris.
- BUROLLET P. F., MEMMI L. & M'RABET A. (1983).— Le Crétacé inférieur de Tunisie. Aperçu stratigraphique et sédimentologique. *Zitteliana*, **10**, 255-264, Munich.
- CECCA F., MARINI A., PALLINI G., BAUDIN F. & BEGOUEN V. (1994).— A guide-level of the uppermost Hauterivian (lower Cretaceous) in the pelagic succession of Umbria-Marche Apennines (central Italy): the Faraoni Level. *Riv. Italiana Paleont. Strat.*, **99**, n° 4, 551-568.
- CECCA F. & PALLINI G. (1995).— Latest Hauterivian-Barremian Ammonite biostratigraphy in the Umbria-Marche Apennines (central Italy). *Géologie Alpine, Mém. H. S.* n° **20**, 1994, 205-217, Grenoble.
- CECCA F., FARAONI P., MARINI A. & PALLINI G. (1995).— Field-trip across the representative sections for the Upper Hauterivian-Barremian Ammonite biostratigraphy in the Maiolica exposed at Monte Nerone, Monte Petrano and Monte Catria (Umbria-Marche Apennine). *Mem. Descr. Carta Geol. Italia*, **LI**, 187-211, Rome.
- CECCA F., FARAONI P. & MARINI A. (1998).— Latest Hauterivian (Early Cretaceous) ammonites from Umbria-Marche Apennines (Central Italy). *Paleontographia Italica*, **85**, 61-110, 5 Pl., Pise.
- CECCA F., PALLINI G., ERBA E., PREMOLI SILVA I. & COCCIONI R. (1994).— Hauterivian-Barremian chronostratigraphy based on ammonites, nannofossils, planktonic foraminifera and magnetic chrons from the Mediterranean domain. *Cretaceous Research*, **15**, 457-467.
- CESITEV G. & BRESKOVSKI ST. (1965).— Le Crétacé inférieur dans le Sud-Est de Slannik et dans la région de Kolarovgrad (Bulgarie du Nord-Est). *Rev. Bulg. Soc.*, **XXVI**, 3, 243-254.
- CHAPUT E. (1919).— Remarques sur les origines et la classification des *Desmoceras*. *C. R. Acad. Sci.*, **169**, 540-542, Paris.
- CHEKHMA H., DONZE P., RAZGALLAH S. G. & MEMMI L. (1990).— Le Crétacé inférieur de la région de Bir El Hafey, précisions chronostratigraphiques sur les formations Bou Hedma Sidi Aich, Orbata et Zebbag. *Notes Serv. Géol. Tunisie*, n° 56, 9-18, Tunis.
- CLAVEL B., CHAROLLAIS J., SCHROEDER R. & BUSNARDO R. (1995).— Réflexions sur la biostratigraphie du Crétacé inférieur et sur sa complémentarité avec l'analyse séquentielle : exemple de l'Urgonien jurassien et subalpin. *Bull. Soc. Géol. France*, **166**, 6, 663-680, Paris.
- COLLET L.W. (1924).— Sur quelques Ammonites du Barrémien de Colombie. *Eclog. Geol. Helv.*, **XVIII**, n°4, 485-493.
- COLLIGNON M. (1949).— Faune néocomienne des couches à Criocères de Belohasifaka (Cercle de Sitampiky) (Madagascar). *Ann. Géol. Serv. Mines*, **XV**, 80-83, Paris.
- COLLIGNON M., DAVID L., SIGAL J. & FLANDRIN J. (1965).— Conclusions générales du Colloque sur le Crétacé inférieur, Lyon 1963. *Mém. Bur. Rech. Géol. Min.*, **34**, 827-883, Paris.
- COMPANY M., HOEDEMAEKER PH., SANDOVAL J. & TAVERA J. M. (1995).— Le Crétacé inférieur des chaînes subbétique et pré-bétique. *Géologie Alpine, Mém. H. S.* n° **20**, 1994, 401-420.
- COMPANY M., SANDOVAL J. & TAVERA J. M. (1992).— Secuencias deposicionales en el Barremiano-Aptiense inferior de la Sierra del Corque (Cordillera bética). Consideraciones paleogeograficas. *Rev. Soc. Geol. Espana*, **5**, (3-4), 55-63.
- COMPANY M., SANDOVAL J. & TAVERA J. M. (1995).— Lower Barremian ammonite biostratigraphy in the Subbetic Domain (Betic Cordillera, southern Spain). *Cretaceous Research*, **16**, 243-256.
- COMPANY M., SANDOVAL J. & TAVERA J. M. (2002).— Ammonite bioevents and zonation of the uppermost Hauterivian in the Betic Cordillera (SE Spain). *Doc. Lab. Géol. Lyon*, **156**, 3° Congr. Fr. Strat., 83-84, Lyon.
- CONTINI D., MARCHAND D. & THIERRY J. (1984).— Réflexions sur la notion de genre et de sous-genre chez les Ammonites : exemples pris essentiellement dans le Jurassique moyen. *Bull. Soc. Géol. France*, **7**, **XXVI**, n° 4, 653-661, Paris.
- COQUAND H. (1852).— Notice sur les richesses paléontologiques de la province de Constantine. *Journ. Conchyl.*, **III**, 418-438, Pl. 13 et 14, Paris.

C

- CANEROT J., CUGNY P., PEYBERNES B., RAHHALI I., REY J. & THIEULOY J. P. (1986).— Comparative study of the lower and mid-cretaceous sequences on different maghrebian shelves and basins - their place in the evolution of the north african atlantic and neotethysian margins. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, **55**, 213-232, Amsterdam.
- CARIOU E. (1984).— Pour une conception phylétique des genres d'Ammonites: l'exemple des *Reineckeidae* du Jurassique moyen. *Bull. Soc. Géol. France*, **7**, **XXVI**, n° 4, 645-652, Paris.

- COQUAND H. (1854).— Description géologique de la Province de Constantine (Formation crétacée). *Mém. Soc. Géol. France*, 2, V, 85-150, Pl. III, Paris.
- COQUAND H. (1862a).— Sur la convenance d'établir dans le groupe inférieur de la Formation crétacée un nouvel étage entre le Néocomien proprement dit (Couches à *Toxaster complanatus* et *Ostrea coultoni*) et le Néocomien supérieur (Étage Urgonien de d'Orbigny). *Mém. Soc. Emul. Provence*, I, 127-139, Marseille.
- COQUAND H. (1862b).— Géologie et Paléontologie de la région de Contantine. Partie paléontologique, Description des Espèces Nouvelles recueillies dans l'Algérie (Espèces du Terrain Crétacé, pars.). *Mém. Soc. Emul. Provence*, II, 166-171, Pl. I, Marseille.
- COQUAND H. (1879- 1880).— Etudes supplémentaires sur la Paléontologie algérienne faisant suite à la description géologique et paléontologique de la région sud de la Province de Constantine. Céphalopodes. *Bull. Acad. Hippone*, 15, 5-376, Bône.
- COTILLON P. (1959).— Précisions stratigraphiques sur le Crétacé inférieur de la région de Jabron (Var). Age et importance des lacunes existant dans cette série. *C. R. Acad. Sci.*, 248, 1372-1375, Paris.
- COTILLON P. (1971).— Le Crétacé inférieur de l'arc subalpin de Castellane entre l'Asse et le Var. Stratigraphie et Sédimentologie. *Mém. B.R.G.M.*, 68, 1-313, 8 Pl., Paris.
- COTTREAU J. (1937).— Types du prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle de d'Orbigny. *Ann. Pal. Mus. Hist. Nat. Paris*, XXVI, 1,2, 55-56.
- CRONIER C. (1999).— Modalités d'évolution phylétique sous contrôle du milieu chez quelques Phacopinés (Trilobites) néodévo-niens. *Géobios*, n° 32, fasc. 2, 187-192, Lyon.
- D**
- DALLONI M. (1919).— Le Crétacé inférieur dans la vallée de la Tafna. *C. R. Somm. S. Soc. Géol. France*, n° 16, 149-151, Paris.
- DELANOY G. (1986).— Sur la présence d'*Astieridiscus cadoceroides* KARAKASCH dans le Barrémien du Sud-Est de la France (Alpes-Maritimes). *Riviera Scientifique*, X, 21-28, 1 Pl., Nice.
- DELANOY G. (1990a).— Données nouvelles sur l'espèce-index *Hemihoplites feraudianus* (d'ORB. 1841) (Ammonoidea, Ancyloceratina). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 310, série 2, 661-666, Paris.
- DELANOY G. (1990b).— Précisions nouvelles sur *Emericeras collignoni* THOMEL (Ammonoidea) et proposition d'un nouveau schéma zonal dans le Barrémien supérieur du Sud-Est de la France. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 311, série 2, 254-264, Paris.
- DELANOY G. (1990c).— *Camericeras* nov. gen. (AMMONOIDEA, ANCYLOCERATINA) du Barrémien supérieur du Sud-Est de la France. *Geobios*, n° 23, 1, 71-93, 6 Pl., Lyon.
- DELANOY G. (1992).— Les Ammonites du Barrémien supérieur de Saint-Laurent-de-l'Escarène (Alpes-Maritimes, Sud-Est de la France). *Ann. Mus. Hist. Nat. Nice*, IX, 1-148, 40 Pl., Nice.
- DELANOY G. (1994a).— Rapport sur l'étage Barrémien. *Géologie Alpine*, *Mém. H. S.* n° 20, 1994, 43-50, Grenoble.
- DELANOY G. (1994b).— Les Zones à Feraudianus, Giraudi et Sarasini du Barrémien supérieur de la région stratotypique d'Angles-Barrême-Castellane (Sud-Est de la France). *Géologie Alpine*, *Mém. H. S.* n° 20, 1994, 279-319, 9 Pl., Grenoble.
- DELANOY G. (1997).— Biostratigraphie haute résolution du Barrémien supérieur du Sud-Est de la France. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 325, série Ila, 689-694, Paris.
- DELANOY G., AUTRAN G. & THOMEL G. (1987).— Proposition d'un nouveau genre d'Ammonoidea de l'Hauteriviien supérieur : *Megacrioceras*, après révision d'une espèce méconnue de la littérature paléontologique : *Ancyloceras dublieri* Jaubert et comparaison avec les formes affines. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 305, II, 311-315, 1 Pl., Paris.
- DELANOY G. & BULOT L. (1991).— Révision des types et figurés des collections Matheron et Reynes. 3. Genres : *Acrioceras*, *Heteroceras*, *Kutatissites* et *Pseudocrioceras* (ANCYLOCERATINA, CEPHALOPODA). *Mésogée*, 50, 15-21, Marseille.
- DELANOY G. & FERAUD P. (1995).— On the Genus *Spinocrioceras*, KEMPER, 1973 (Ammonoidea, Ancyloceratina). *Geol. Jb., A*, 141, 201-223, 5 Pl., Hannover.
- DELANOY G., MAGNIN A., SELEBRAN M. & SELEBRAN J. (1991).— *Moutoniceras nodosum* D'ORBIGNY, 1850 (AMMONOIDEA, ANCYLOCERATINA) une très grande ammonite hétéromorphe du Barrémien inférieur. *Rev. Paléobiol.*, 10, n° 2, 229-245, 3 Pl., Genève.
- DELANOY G. & POUPON A. (1992).— Sur le genre *Lytocrioceras* SPATH, 1924 (AMMONOIDEA, ANCYLOCERATINA). *Geobios*, n° 25, 3, 367-382, 6 Pl., Lyon.
- DEVILLERS CH. (1986).— Génétique, ontogenèse et sélection dans le déterminisme du changement évolutif. *Bull. C. Rech. Explor.-Prod. Elf-Aquitaine*, 10, 2, 313-321, Impr. L. Jean, Gap.
- DIENER C. (1925).— Fossilium Catalogus, I : Animalia, Pars 29 : Ammonoidea neocretacea. C. Diener édit., 1-244, Berlin.
- DIMITROVA N. (1965).— De la valeur stratigraphique de *Pseudothurmannia angulicostata* (D'ORBIGNY, 1840).— *Carpatho-Balkan Geol. Assoc.*, VII^e Congrès, II, 1, 217-221, 1 Pl., Sofia.
- DIMITROVA N. (1967).— Les fossiles de Bulgarie, IV, Crétacé inférieur, Cephalopoda (Nautiloidea et Ammonoidea). *Acad. Bulg. Sciences*, 1-236, 93 Pl., Sofia.
- DOUVILLÉ H. (1890).— Sur la classification des Cératites de la Craie. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 3, XVIII, 275-292.
- DOUVILLÉ H. (1911, a).— Evolution et Classification des Pulchelliidés. *C. R. Somm. S. Soc. Géol. Fr.*, 8,9, 85-86.
- DOUVILLÉ H. (1911, b).— Evolution et Classification des Pulchelliidés. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 4, XI, 285-320.
- DURAJ M., FILAK P. & VASICEK Z. (1989).— Ammoniten des Desmo-ceraten typus aus Ablagerungen der Hauterive-Barrême-Grenze von der Lokalität Lietavska Lucka bei Zilina (Westkarpaten, Krizna-Decke). *Knih. Zemn. plyn. naft.*, 9, 55-68, 1 Pl.
- DRUCHTCHITZ V. V. (1958).— Mollusca-Cephalopoda II, Ammonoidea (Ceratites et Ammonites), Principes de Paléontologie, 6, 1-360, 78 Pl., Luppov N. P. et Druchtchitz V. V. édit., Moscou.
- DRUCHTCHITZ V. V. & KOUDRIAVTSEV M. P. (1960).— Atlas de la faune du Crétacé inférieur du Caucase et de la Crimée. Cephalopoda. *Trud. V. N. I. I. G.*, 265-271, 90 Pl.
- E**
- EBBO L., POUPON A., DELANOY G. & GONNET R. (2000).— Nouvelles données sur le genre *Lytocrioceras* SPATH, 1924 dans le Barrémien inférieur du Sud-Est de la France. *Ann. Mus. Hist. Nat. Nice*, 1999, 14, 1-25, Nice.
- EHRMANN F. (1943a).— Contribution à l'étude de l'Adrar Gueldaman et des régions avoisinantes (Akbou). *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord*, XXXIV, 57-92, Alger.
- EHRMANN F. (1943b).— Découverte d'un affleurement de crétacé inférieur apparaissant à la faveur d'accidents tectoniques spéciaux dans le douar El Ouldja (Feuille d'Aïne Roua). *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord*, XXXIV, 93-100, Alger.
- ERBEN H. K. (1972).— Replies to opposing statements. *Newsl. Stratigr.*, 2, 2, 79-95, Leiden.
- ERISTAVI M. S. (1957).— Comparaison des dépôts du Crétacé inférieur de la Géorgie et de la Crimée. *Publ. Acad. Sci. C. C. C. P.*, 1-83, Moscou.
- ERISTAVI M. S. & KHALILOV A. G. (1961).— Subdivision stratigraphique du Crétacé inférieur du Caucase. *Ann. Inst. Geol. Publ. Hungarici*, XLIX, 3, 831-834.
- ETAYO SERNA F. (1965).— Sinopsis estratigrafica de la region de Villa de Leiva y zonas proximas. *Bull. Min. Petr.*, 19-32, Bogota.

ETAYO SERNA F. (1968).— Apuntaciones acerca de algunas Amonitas interesantes des Hauteriviano y del Barremiano de la region de Villa de Leiva (Boyaca, Colombia, S. A.). *Bol. Geol. Univ. Santander*, **24**, 51-71, 7 Pl..

F

FALLOT E. (1884).— Note sur un gisement crétacé fossilifère des environs de la gare d'Eze (Alpes-Maritimes). *Bull. Soc. Géol. France*, (3), **XII**, 289-300, 1 Pl..

FALLOT P. (1920).— Remarques sur le genre *Silesites*. (Céphalopodes crétacés du Sud-Est de la France). *Mém. Expl. C. Géol. Dét. Fr.*, 206-226, Paris.

FALLOT P. & TERMIER H. (1923).— Ammonites nouvelles des Iles Baléares. *Trab. Mus. Nac. Cienc. Nat.*, Série Géologique, n° 32, 1-84, 6 Pl., Madrid.

FARAONI P., MARINI A. & PALLINI G. (1995).— The Hauterivian ammonite succession in the Central Apennines, Maiolica formation (Petrano Mt., Cagli- PS). Preliminary results. *Palaeopelagos*, **5**, 227-236, 3 Pl., Rome.

FARAONI P., MARINI A., PALLINI G. & PEZZONI N. (1996).— The Maiolica Fm. of the Lessini Mts and Central Apennines (North Eastern and Central Italy): a correlation based on new biostratigraphical data from the uppermost Hauterivian. *Palaeopelagos*, **6**, 249-259, 3 Pl., Rome.

FORBES E. (1845).— Report on the Fossils from Santa Fe de Bogota. *Quart. Journ. Geol. Soc. London*, **III**, 174-179, Londres.

FÜLÖP J. (1958).— Die Kretazeischen Bildungen des Gerecse-Gebirges. *Geol. Hung.*, Série Géologique, **XI**, 1-124, 14 Pl., Budapest.

FÜLÖP J. (1964).— Unterkreide-Bildungen (Berrias-Apt) des Bakony-Gebirges. *Geol. Hung.*, Série Géologique, **XIII**, 1-194, 31 Pl., Budapest.

G

GERHARDT K. (1897).— Beitrag zur Geologie und Paleontologie von Sudamerika, VI, Beitrag zur Kenntniss der Kreideformation in Columbien. *N. Jahr. Für Min.*, **XI**, 118-208, 5 Pl., Stuttgart.

GIBERGY P. & SARROT-REYNAULD J. (1965).— Stratigraphie et variations de faciès du Crétacé inférieur aux environs de Saillans (Drôme). *Mém. Bur. Rech. Géol. Min.*, **34**, Paris.

GIGNOUX M.M. (1920a).— Les Phyllocératidés du Paléocrétacé (Céphalopodes crétacés du Sud-Est de la France). *Mém. Expl. C. Géol. Dét. Fr.*, 84-100, Paris.

GIGNOUX M.M. (1920b).— Les Lytocératidés du Paléocrétacé (Céphalopodes crétacés du Sud-Est de la France). *Mém. Expl. C. Géol. Dét. Fr.*, 101-131, Paris.

GIGNOUX M.M. (1920c).— Les Pulchelliidés du Paléocrétacé (Céphalopodes crétacés du Sud-Est de la France). *Mém. Expl. C. Géol. Dét. Fr.*, 135-164, Paris.

H

HAUG E. (1888).— Beitrag zur Kenntniss der Oberneocomen Ammonitenfauna der Puezalpe bei Corvara (Südtirol). Beitr. Paläont. Oesterreich-Ungarns, VII, 3, 193-230, Pl. VIII à XIII, Vienne.

HEDBERG H. D., BUROLLET P., PAREYN C., POMEROL C., RAT M. L. & RAT P. (1979).— Guide stratigraphique international, classification, terminologie et règles de procédures. 1-232, Doin édit., Paris.

HEINZ C. (1886).— Fossiles décrits par Coquand dans le Bulletin de l'Académie d'Hippone, n° 15. *Bull. Acad. Hippone*, **28**, 5 Pl., Bône.

HERMITE H. (1879).— Études géologiques sur les îles Baléares. Première partie, Majorque et Minorque, Néocomien. *Thèse*, 1-357, Pl. IV et V, F. Savy édit., Paris.

HOEDEMAEKER PH. J. (1995).— Ammonite distribution around the Hauterivian-Barremian boundary along the Rio Argos

(Caravaca, SE Spain). *Géologie Alpine, Mém. H. S. n° 20*, 1994, 219-277, Grenoble.

HOEDEMAEKER PH. J. (1998).— Berriasian-Barremian sequences in the Rio Argos succession near Caravaca (Southeast Spain) and their correlation with some sections in SouthEast France in Mesozoic and Cenozoic Sequence Stratigraphy of European Basins. *S.E.P.M. Soc. Sédim. Géol.*, Pub. spéc., n° 60, 423-441.

HOEDEMAEKER PH. J., COMPANY M. (REPORTERS), AGUIRRE-URRETA M. B., AVRAM E., BOGDANOVA T. N., BUJOR L., BULOT L., CECCA F., DELANOY G., ETTACHFINI M., MEMMI L., OWEN H. G., RAWSON P., SANDOVAL J., TAVERA J. M., THIEULOUY J. P., TOVBINA S. Z. & VASIČEK Z. (1993).— Ammonite zonation for the lower Cretaceous of the mediterranean region; basis for the stratigraphic correlations within IGCP-project 262. *Rev. Esp. Pal.*, **8**, 117-120.

HOEDEMAEKER PH. & RAWSON P. F. (2000).— Report on the 5th International Workshop of the Lower Cretaceous Cephalopod Team (Vienna, 5 September 2000). *Cretaceous Research*, **21**, 857-860.

HONNORAT BASTIDE E. F. (1889).— Sur une forme nouvelle de Crioceras du Crétacé inférieur des Basses-Alpes. *Ass. Française Avanc. Sci.*, Congrès de Paris, 1889, 462-464, 1 Pl., Paris.

HONNORAT BASTIDE E. F. (1890).— Sur une forme nouvelle ou peu connue de Céphalopodes du Crétacé inférieur des Basses-Alpes. *Ass. Française Avanc. Sci.*, Congrès de Limoges, 1890, 1-3, 1 Pl., Paris.

HYATT A. (1900).— Cephalopoda (in K. A. von Zittel). *Text book of Palaeontology*, **I**, 505-592, Eastman C. R. édit., Londres.

HYATT A. (1903).— Pseudoceratites of the Cretaceous. *U.S. Geol. Surv. Monogr.* **44**, 128-144, Washington.

I

IMMEL H. (1979).— Die Ammonitengliederung des mediterranen und borealen Hauterive und Barreme unter besonderer Berücksichtigung heteromorpher Ammoniten der Gattung *Crioceratites* Leveillé. *Newsl. Stratigr.*, **7**, 121-141, Stuttgart.

J

JAUBERT M. (1854).— Description d'une espèce nouvelle d'Ancyloceras de l'étage Néocomien de Castellane (Basses-Alpes). *Ann. Soc. Imp. Agric. Hist. Nat. et Arts Lyon*, **2**, **VII**, 326-329, 1 Pl, Lyon.

JODOT P. (1920).— Note sur la situation géographique et les conditions tectoniques du gîte fossilifère de Djedaria (Tunisie). *Bull. Soc. Géol. France*, (4), **XX**, 3-8, Paris.

JOLEAUD A. (1901).— Contribution à l'étude de l'Infracrétacé à facies vaseux pélagique en Algérie et en Tunisie. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, **8**, **I**, 113-146, Paris.

JOLEAUD L. (1911).— Étude géologique de la chaîne numidique et des monts de Constantine (Algérie). *Thèse*, 1-436, Montane Sicardi et Valentin impr., Montpellier.

JOLY B. (1970).— La classification des Phylloceratidae, essai de synthèse. *Bull. Soc. Géol. France*, **7**, **XII**, n° 2, 384-389, Paris.

K

KAKABADZE M. V. (1976).— On the systematic and stratigraphical significance of the genera *Pseudocrioceras* SPATH *Audouliceras* THOMEL and *Kutatissites* KAKABADZE. *Ann. Mus. Hist. Nat. Nice*, **IV**, XXXIV.1-XXXIV.9, 2 Pl., Nice.

KAKABADZE M. V. (1983).— On the Hauterivian-Barremian correlation between the South of the USSR and certain Southern and Northern regions of Europe. *Zitteliana*, **10**, 501-508, Munich.

KAKABADZE M. V. (1989).— The Barremian Biostratigraphical Subdivisions of Georgia (USSR) and Comparison with some Western Mediterranean Regions. *3° Int. Cret. Symp.*, 1987, 551-560, Wiedmann édit., Tübingen.

- KAKABADZE M. V. & HOEDEMAEKER Ph. J. (1997).— New and less known Barremian-Albian ammonites from Colombia. *Scripta Géol.*, **114**, 57-117, 16 Pl., Leiden.
- KAKABADZE M. V. & KOTETISHVILI E. V. (1995).— New data on the Upper Barremian biostratigraphy of the Georgian region (Caucasus). *Mem. Descr. Carta Geol. Italia*, **LI**, 103-108, Rome.
- KAKABADZE M. V. & THIEULOY J. P. (1991).— Ammonites Hétéromorphes du Barrémien et de l'Aptien de Colombie (Amérique du Sud). *Géologie Alpine*, **67**, 81-113, 6 Pl., Grenoble.
- KARAKASCH N. (1897).— Dépôts crétacés du versant septentrional de la chaîne principale du Caucase et leur faune. 1-205, 8 Pl., Saint-Petersbourg.
- KARAKASCH N. (1902).— Note sur le Crétacé inférieur de Biassala (Crimée). *Trav. Lab. Géol. Univ. Grenoble*, **VI**, 93-106, Pl. 1 et *Ann. Univ. Grenoble*, **XIV**, Grenoble.
- KARAKASCH N. (1905).— Sur quelques ammonites remarquables de la Crimée. *Extr. trav. Soc. Impér. Nat. St. Petersburg*, **XXXVI**, livr. 1, n° 4-5, 1-12.
- KARAKASCH N. (1907).— Le Crétacé Inférieur de la Crimée et sa faune. *Trav. Soc. Imp. Natur. Saint-Petersbourg*, **XXXII**, V, 1-482.
- KARSTEN H. (1856).— Über die geognostischen verhältnisse des westlichen Columbien, der heutigen Republiken Neu-Granada und Ecuador. *Versamm. Deutsch. Natur. Wien 1856*, 80-116, 6 Pl., Vienne.
- KARSTEN H. (1886).— Géologie de l'ancienne Colombie bolivarienne, Vénézuëla, Nouvelle Grenade, Équateur. 6 Pl., R. Freidlander et Sohn, Berlin.
- KARSTEN H. (1887).— Géologie de l'ancienne Colombie bolivarienne, Vénézuëla, Nouvelle Grenade, Équateur. *Arch. Sci. Phys. Nat.*, **3**, XVII, 42-49, 6 Pl., Genève.
- KILIAN W. (1886).— Note préliminaire sur la structure géologique de la Montagne de Lure (Basses-Alpes).— *C. R. Acad. Sci.*, 15/6/1886, 1-4, Gauthier-Villars impr., Paris.
- KILIAN W. (1888a).— Description géologique de la Montagne de Lure. *Bibl. Ecole des Hautes Etudes, Sect. Sci. Nat.*, **XXXIV**, 2, 1-459, 4-4 Pl., G. Masson édit., Paris.
- KILIAN W. (1888b).— Sur quelques fossiles du Crétacé inférieur de la Provence. *Bull. Soc. Géol. France*, 3° série, **XVI**, 663-691, 5 Pl., Lagny.
- KILIAN W. (1896a).— Notice stratigraphique sur les environs de Sisteron et contributions à la connaissance des terrains secondaires du Sud-Est de la France. *Bull. Soc. Géol. France*, **3**, **XXIII**, 659-803, Paris.
- KILIAN W. (1896b).— Sur divers gisements fossilifères de la région de Castellane (Basses-Alpes). *Bull. Soc. Géol. Fr.*, **3**, **XXIII**, 885-900, Paris.
- KILIAN W. (1896c).— Sur quelques céphalopodes nouveaux ou peu connus de la période secondaire. III. *Extr. Ann. Univ. Grenoble*, 1-13, 1 Pl.
- KILIAN W. (1906).— Sur quelques gisements d'Ammonites dans le Jurassique supérieur et le Crétacé des Chaînes Subalpines. *C. R. Ass. Française Av. Sci.*, Congrès de Lyon, 293-299, Paris.
- KILIAN W. (1910a).— Un nouvel exemple de phénomènes de convergence chez des Ammonitidés ; Sur les origines du groupe de l'*Ammonites bicurvatus* Mich. (Sous-genre *SAYNELLA* Kil.). *C. R. Acad. Sci. Paris*, **150**, 150-152, Paris.
- KILIAN W. (1910b).— Contributions à la connaissance de l'Hauterivien du Sud-Est de la France. *C. R. Ass. Française Av. Sci.*, Congrès de Toulouse, 20-29, Paris.
- KILIAN W. (1910).— Unterkreide (Paleocretacicum), I. Allgemeines über Cretacicum. *Lethaea Geognostica*, 1-398, 17 Pl., Stuttgart.
- KILIAN W. (1911).— Observations au sujet de la note de M. H. Douvillé sur l'évolution des Pulchelliidés. *C. R. Somm. S. Soc. Géol. France*, p. 117, Paris.
- KILIAN W. (1918a).— Sur la faune de l'étage Hauterivien dans le sud-est de la France. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **166**, 373-375, Paris.
- KILIAN W. (1918b).— Remarques nouvelles sur la faune des étages hauterivien, barrémien, aptien et albien dans le Sud-Est de la France. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **166**, 403-406, Paris.
- KILIAN W. & LEENHARDT F. (1896).— Sur le Néocomien des environs de Moustiers Sainte-Marie (Basses-Alpes). *Bull. Soc. Géol. France*, (3), **XXIII**, 970-984, Paris.
- KILIAN W. & LORY P. (1900).— Notices géologiques sur divers points des Alpes françaises. VII. Sur divers points intéressants de la Montagne de Lure (Basses-Alpes). *Compl. Livr. Guide 8° Congr. Géol. Int.*, 75-82, Grenoble.
- KILIAN W. & REBOUL P. (1909).— Carte au 320.000 °; Alpes-Maritimes, quelques observations géologiques dans la région S.-E. des Alpes-Maritimes. *Bull. Serv. C. Géol. et Topogr. Souterr. 1907-1908*, **XVIII**, 155-165, Béranger édit., Paris.
- KILIAN W. & REBOUL P. (1912).— Sur quelques Holcodiscus nouveaux de l'Hauterivien de la Bégüe par La Palud (Basses-Alpes). *Mém. Ass. Française Av. Sci.*, H. Vol., congrès de Nîmes, 1-3, 1 Pl.
- KILIAN W. & REBOUL P. (1915).— Sur quelques Ammonites de l'Hauterivien de la Bégude (Basses-Alpes). *Mém. Expl. C. Géol. Dét. France*, 225-289, Pl. X à XV, Impr. Nat., Paris.
- KILIAN W., ZURCHER Ph. & GUEBHARD A. (1896).— Notice sur la région d'Escagnolles (Alpes-Maritimes). *Bull. Soc. Géol. France*, (3), **XXIII**, 952-969, Paris.
- KOSTADINOV V. & BRESKOVSKI S. (1968).— The stratigraphy of the lower Cretaceous in the North-East Bulgaria, Tolbuhin and Varna district. *Jub. Geol. Vol. Inst. Bulg. Acad. Sci.*, 51-67, Sofia.
- KOTETISHVILI E. V. (1976).— Sur la valeur stratigraphique des Pulchellidés pour le Barrémien de la Géorgie. *Ann. Mus. Hist. Nat. Nice*, **4**, XXXV.1-XXXV.3, Nice.
- KOTETISHVILI E. V. (1979).— On the biostratigraphy of the upper Barremian of Georgia. *Bull. Acad. Sci. Georgian S. S. R.*, **93**, 2, 389-392, Tbilissi.
- KOTETISHVILI E. V. (1980).— Famille des *Pulchelliidae* H. DOUVILLE. *Acad. N.G. C. C. P. Geol. Inst.*, 1-110, Tbilissi.
- KOTETISHVILI E. V. (1983).— Sur la paléozoogéographie des bassins eocrétacés du Caucase. *Zitteliana*, **10**, 375-386, Munich.
- KOTETISHVILI E. V. (1989).— Biofacies Characteristics of Lower Cretaceous Deposits of Georgia. 3° Int. Cret. Symp. *Tübingen 1987*, 543-550, 2 Pl., J. Wiedmann édit., Tübingen.
- KSIĄZKIEWICZ M. (1956).— The Cretaceous of the Polish Carpathians. *Congr. Geol. Int.*, XX° session, **1**, 171-197, Mexico.
- KVANTALIANI I. & SAKHELASHVILI L. (1995).— *Pulchellia compressissima* - First Occurrence in the Lower Barremian Deposits of Georgia. *Bull. Georg. Acad. Sci.*, **152**, 1, 126-130, Tbilissi.
- KVANTALIANI I. & SAKHELASHVILI (1996).— On the Zonal Distribution of the Lower Barremian Sequences in Georgia, Caucasus. *Geologica Carpathica*, **47**, 5, 285-288, Bratislava.
- KVANTALIANI I. & SAKHELASHVILI (1997).— *Heinzia sartousiana* - from Upper Barremian Deposits of Georgia. *Bull. Georg. Acad. Sci.*, **155**, 2, 236-239, Tbilissi.

L

- LAPEYRE J. F. & THOMEL G. (1974).— Considérations sur la valeur et la situation stratigraphique précise de la zone à Angulicostata (Néocomien). *C. R. Acad. Sciences Paris*, **278**, Série D, 2889-2892, Paris.
- LEA I. (1841).— Notice of the oolite formation. *Trans. Am. Philos. Soc.*, **VII**, Pl. VIII.
- LORY P. & SAYN G. (1895).— Céphalopodes des calcaires subréciaux de Pinet. 1-28, Pl. 1, Rajon et Cie impr., Grenoble.
- LUPPOV N.P. & DRUCHTCHITZ V. V. (1958).— Principes of Paleontology, Mollusca-Cephalopoda II, Ammonoidea (Ceratites and Ammonites), Dibranchiata, 1-332, Orlov. Y. A. éditeur.

M

- MAHE J. (1974).— L'analyse factorielle des correspondances et son usage en paléontologie et dans l'étude de l'évolution. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 7, XVI, 336-340, Paris.
- MALLADA L. (1887).— Sinopsis de las especies fósiles que se han encontrado en España, t. III, Terreno Mesozoico, Systema Cretáceo inferior. Impr. Fond. M. Tello, 1-180, 64 Pl..
- MALLADA L. (1892).— Catalogo general de las especies fósiles encontradas en España. *Bol. Com. Mapa Geol.*, Madrid.
- MANDOV G. (1976).— L'étage Hauterivien dans les Balkanides occidentales (Bulgarie de l'Ouest) et sa faune d'Ammonites. *Ann. Univ. Sofia*, livre 1, Géol., 67, 11-99, Sofia.
- MANN U., STÖHR D. & PATARROYO GAMA P. (1994).— Erste Ergebnisse biostratigraphischer und lithostratigraphischer Untersuchungen an kretazischen Schwarzschiefern in Villa de Leiva, Boyacá, Kolumbien. *Giess. Geol. Schrift.*, 51, 149-164.
- MATHERON PH. (1879).— Recherches paléontologiques dans le Midi de la France. Livraisons 5 et 6, A. Matheron impr., Marseille.
- MEMMI L. (1981).— Biostratigraphie du Crétacé inférieur de la Tunisie nord - orientale. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, Série 7, 23, 175-183.
- MICHALIK J. & VASICEK Z. (1989).— Lower Cretaceous Stratigraphy and Paleogeography of the Czechoslovakian Western Carpathians. *3rd. Int. Symp. Tübingen 1987*, 505-523, 3 Pl., Wiedmann J. Edit.
- MOULLADE M. (1966).— Étude stratigraphique et micropaléontologique du Crétacé inférieur de la «Fosse Vocontienne». *Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, 15, 1, 1-217, Lyon.
- MOULLADE M. & THIEULOUY J. P. (1967).— Les zones d'Ammonites du Valanginien supérieur et de l'Hauterivien vocontiens. *C. R. Somm. S. Soc. Géol. France*, 6, séance du 19 juin, 228-229, Paris.
- MURPHY M. A. (1975).— Paleontology and Stratigraphy of the Lower Chickabally Mudstone (Barremian-Aptian) in the Ono Quadrangle, northern California. *Univ. California Publ. Geol. Sci.*, 113, 1-54, 13 Pl., Berkeley. Los Angeles. Londres.

N

- NAGY I. Z. (1969).— Pulchelliidae (Cephalopoda, Ammonoidea) from the Lower Cretaceous of the Gerecse Mountains, Hungary. *Bull. Hungarian Geol. Soc.*, 99, 206-210, 1 Pl.
- NEUMAYR M. & UHLIG V. (1881).— Ueber Ammonitiden aus den Hilsbildungen Norddeutschlands. *Palaeontographica*, XXVII, 1-75, 43 Pl., Cassel.
- NICKLÈS R. (1890).— Contributions à la Paléontologie du Sud-Est de l'Espagne. *Mém. Soc. Géol. Fr. Paléont.*, n° 4, I, fasc. II, 1-30, Pl. I-X, Paris.
- NICKLÈS R. (1891).— Etudes géologiques sur le Sud-Est de l'Espagne. Terrains secondaires et tertiaires de la Province d'Alicante et du Sud de la Province de Valence (Espagne). *Thèse Doct. Ann. Strat. Paléont. Hébert*, (Terrain Crétacé, Néocomien), 39-57, Append. pal. 187-199, Pl. IV à IX.
- NICKLÈS R. (1894).— Contributions à la Paléontologie du Sud-Est de l'Espagne. *Mém. Soc. Géol. Fr. Paléont.*, n° 4 (suite), IV, fasc. III, 31-59, Pl. XI-XVI, Paris.
- NIKOLOV T. & BRESKOVSKI ST. (1969).— *Abrytusites* - Nouveau genre d'Ammonites barrémiennes. *Bull. Geol. Inst. Bulg. Acad. Sci. (S. Pal.)*, XVIII, 91-96, 3 Pl., Sofia.
- NOEL D. (1968).— Nature et genèse des alternances de marnes et de calcaires du Barrémien supérieur d'Angles (Fosse vocontienne, Basses-Alpes). *C. R. Acad. Sci. Paris*, D, 266, n° 12, 1223-1224, 1 Pl., Paris.
- NOLAN H. (1894).— Note sur les *Crioceras* du groupe du *Crioceras duvali*. *Bull. Soc. Géol. France*, 3, XXII, 183-196, 1 Pl., Paris.

O

- OOSTER W. A. (1858).— Catalogue des Céphalopodes fossiles des Alpes Suisses. Avec la description et les figures des espèces remarquables. III^e partie, Pl. 8 à 12, Winterthur.

- OOSTER W. A. (1860).— Catalogue des Céphalopodes fossiles des Alpes Suisses. Avec la description et les figures des espèces remarquables. IV^e et V^e partie, p. 114-121, Pl. 21 à 61, Genève.
- ORBIGNY A. D' (1840).— Paléontologie française, Terrains Crétacés, I, Céphalopodes, 1-121 (jusqu'à *A. incertus*), Pl. 1 à 30, Masson, Paris.
- ORBIGNY A. D' (1841).— Paléontologie française, Terrains Crétacés, I, Céphalopodes, 121-456, Pl. 31 à 113, Masson, Paris.
- ORBIGNY A. D' (1842).— Paléontologie française, Terrains Crétacés, I, Céphalopodes, 457-662, Pl. 114 à 148, Masson, Paris.
- ORBIGNY A. D' (1842).— Coquilles et Echinodermes fossiles de Colombie recueillis par M. Boussingault, 33-42, Pl. 2, Paris.
- ORBIGNY A. D' (1850).— Terrains Crétacés. Dix-septième étage: - Néocomien A, B. *Prodr. Paléont. Stratigr. Univers. Animaux Mollusques et Rayonnés*, II, 62-111, Masson V., Paris.
- ORBIGNY A. D' (1850).— Note sur quelques nouvelles espèces remarquables d'Ammonites des étages Néocomien et Aptien de France. *Journ. Conchyl.*, I, 196-201, 1 Pl., M. Petit de la Saussaye édit., Paris.
- ORBIGNY A. D' (1852a).— Notice sur le genre *Heteroceras*, de la classe des Céphalopodes. *Journ. Conchyl.*, II, 217-222, 2 Pl., M. Petit de la Saussaye édit., Paris.
- ORBIGNY A. D' (1852b).— Notice sur le genre *Hamulina*. *Journ. Conchyl.*, III, 207-228, 4 Pl., M. Petit de la Saussaye édit., Paris.
- ORBIGNY A. D' (1852c).— Division de l'étage néocomien en deux séries de couches. *Cours élém. Paléont. Géol. Stratigr.*, II, II, 4^e partie, p. 606, Paris.

P

- PAQUIER V. & LORY P. (1895).— Quelques observations sur les niveaux pyriteux du Crétacé inférieur. *Extr. C. R. S. Soc. Géol. France*, n° 12, XCIV-XCVII.
- PAQUIER V. (1896).— Feuilles du Buis, Die, Valence et Vizille. *Bull. Serv. C. Géol. Dét. France et Topogr. Souterr.*, VII, n° 44, 1-5, Laval.
- PAQUIER V. (1897).— Feuilles de Die, Vizille et Privas, *Extr. Bull. Serv. C. Géol. France*, n° 59, 1-3, Angers.
- PAQUIER V. (1900).— Recherches géologiques dans le Diois et les Baronnies Orientales (Crétacé inférieur et moyen). *Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Grenoble*, 210-402 et appendice paléontologique 549-556, 2 Pl., Allier impr., Grenoble.
- PARONA C. F. (1897).— Descrizione di alcune ammoniti del Neocomiano veneto. *Extr. Palaeontographia Italica*, III, 137(1)-144(8), 2 Pl., Pise.
- PARONA C. F. & BONARELLI G. (1896).— Fossili albiani d'Escagnolles, del Nizzardo e della Liguria occidentale. *Palaeontographia italica, Mém. Pal.*, II, 53-112, 5 Pl., Pise.
- PATARROYO P. (1997).— Barremiano Inferior en la Base de la Formacion Paja, Barichara, Santander - Colombia. *Geologia Colombiana*, 22, 135-138, Santafé de Bogotá.
- PATARROYO P. (1998).— New aspects of the Early Cretaceous Paja Formation in Central Colombia, South America. *Zbl. Geol. Paläont.*, 1, H. 3-6, 547-558, Stuttgart.
- PATARROYO GAMA P. (1999).— Entwicklung der ammoniten der familie PULCHELLIIDAE aus dem Barrême von Zentral-Kolumbien. 1-124, 14 Pl., Giessen, inédit.
- PATARROYO P. (2000 a).— Amonites del Barremiano en Villa de Leyva-Boyaca (Colombia-Sur America) : Datos bioestratigraficos preliminares. *Zbl. Geol. Paläont.*, 1, H. 7-8, 789-798, Stuttgart.
- PATARROYO P. (2000 b).— Primer registro de un aptico, asociado con *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY), en Villa de Leyva - Boyaca (Colombia - Sudamérica). *Rev. Acad. Colombiana Ciencias Ex. Fis. Nat.*, XXIV, n° 91, 279-283, Santafé de Bogotá.

- PATARROYO P. (2000 c).— Distribucion de Amonitas del Barremiano de la Formacion Paja en el Sector de Villa de Leyva (Boyaca, Colombia). Bioestratigrafia. *Geologia Colombiana*, **25**, 149-162, 1 Pl., Bogota.
- PAVLOW A. (1890).— Le Néocomien des montagnes de Worobiewo. *Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou*, **2**, 1-14, 1 Pl., Moscou.
- PETKOVIC K. V. & MILETIC O. (1949).— Sur les Ammonites barrémiens trouvés dans les calcaires urgoniens de Kosuntjak (environs de Belgrade) et leur importance (trad.). *Ann. Géol. Pén. Balkan.*, **XVII**, 137-139, 2 Pl., Belgrade.
- PETKOVIC K. & MARKOVIC B. (1951).— La faune des Céphalopodes de l'Hauterivien et du Barrémien des couches argilo-marneuses de Strazevica, comme preuve de la présence des dépôts batyals de ces étages dans les environs de Beograd (trad.). *Ann. Géol. Pén. Balkan.*, **XIX**, 40-44, 6 Pl., Belgrade.
- PICTET F. J. (1863).— Mélanges Paléontologiques. *Mém. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève*, **XVII**, 1^{re} partie, 7-14, Pl. 1 et 1 bis, Genève.
- PICTET F. J. & CAMPICHE G. (1858-1860).— Description des fossiles du Terrain Crétacé des environs de Sainte-Croix. *Mat. Pal. Suisse*, **II** Mollusques, 99-368, Pl. XIII à XLIII et 1-164, Pl. XLIV à LIX, Genève.
- PICTET F. J. & LORIOL P. DE (1858).— Description des fossiles contenus dans le Terrain Néocomien des Voirons. *Mat. Pal. Suisse*, 2^e sér., 64 p., 1 Pl., Genève.
- POLVECHE J. (1963).— Les extrusions de la région de Busot et le problème de la limite entre Prébétique et Subbétique dans la région d'Alicante (Espagne). *Rev. Géogr. Phys. Géol. Dyn.* 1962, **2**, **V**, 3, 203-210, Paris.
- R**
- RANGHEARD Y. (1965).— Données nouvelles sur la stratigraphie du Crétacé inférieur dans la moitié sud de l'île d'Ibiza (Balears). *C. R. Acad. Sci. Paris*, **260**, gr. 9, 4005-4007, Paris.
- REMANE J. (1991).— The Jurassic-Cretaceous boundary: problems of definition and procedure. *Cretaceous Research*, **12**, 447-453, Londres.
- RENARD M. (1986).— Chimisme de l'océan, phénomènes géodynamiques internes et évolution de la Biosphère. Application à la crise Barrémienne: « la naissance de l'océan moderne ». *Bull. C. Rech. Explor.-Prod. Elf-Aquitaine*, **10**, 2, 593-606, Impr. L. Jean, Gap.
- RENEVIER M. (1853).— Note sur les terrains de la perte du Rhône. *Bull. Soc. Géol. France*, **XI**, séance du 5 décembre, 114-120, Paris.
- RENEVIER M. (1854).— Parallélisme des terrains crétacés de l'arrondissement de Vassy (Haute-Marne) avec ceux de la Suisse occidentale. *Bull. Soc. Géol. France*, séance du 18 décembre, 89-97, Paris.
- REY J., CANEROT J., PEYBERNES B., TAJ-EDDINE K., RAHHALI I. & THIEULOY J.-P. (1986).— Le Crétacé inférieur de la région d'Essaouira: données biostratigraphiques et évolutions sédimentaires. Conf. P.I.C.G. UNESCO n° 183, section Sciences de la Terre, Marrakech 1985. *Rev. Fac. Sci. Marrakech*, n° spécial 2, 413-441.
- REY J., CANEROT J., PEYBERNES B., TAJ-EDDINE K. & THIEULOY J. P. (1988).— Lithostratigraphy, biostratigraphy and sedimentary dynamics of the Lower Cretaceous deposits on the northern side of the western High Atlas (Morocco). *Cretaceous Research*, **9**, 141-158.
- REY J. (coordonateur), BAUDIN F., BELKAALLOUL N. K., CAMPY M., CAPDEVILA R., CLAUSER N., CORBIN J. C., COTILLON P., COUREL L., DAUX V., DUMAY J., EMMANUEL L., GALBRUN B., DE GOËR DE HERVÉ A., ISAMBERT M., LAUTRIDOU J. P., LEBRET P., MACAIRE J.-J., MAURIAUD P., MENILLET F., MEYER R., RABILLER P., RAYNAUD J.-F., RENARD M. & THIERRY J. (1997).— Stratigraphie, terminologie française. *Bull. Centres Rech. Explor.-Prod. Elf-Aquitaine*, **19**, 1-164, Pau.
- REYNÈS P. (1876).— Description de quelques espèces d'Ammonites qui se trouvent dans le Muséum d'Histoire Naturelle de la ville de Marseille, précédée de quelques observations sur les principes de classification de ces mêmes êtres. *Bull. Soc. Scient. Indust. Marseille*, 90-108, Marseille.
- RIAZ A. DE (1900).— Nouvelles observations sur le système Crétacé dans les Alpes-Maritimes. *C. R. Somm. S. Soc. Géol. France*, 106-107, Paris.
- RIAZ A. DE (1900).— Nouvelles observations sur le système Crétacé dans les Alpes-Maritimes. *Bull. Soc. Géol. France*, (3), **28**, 764-768, Paris.
- RICHARD A. (1966).— La température, facteur externe essentiel de croissance pour le Céphalopode *Sepia officinalis* L.. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **263**, 1138-1141, Paris.
- RIEDEL L. (1937).— Amonitas del Cretacico inferior de la Cordillera Oriental, *Min. Indust. Trab. Colombia*, 7-78, Pl. 3 à 11, Berlin
- ROCH E. (1930).— Études géologiques dans la région méridionale du Maroc Occidental. *Mém. Dir. Gén. Trav. Pub. Serv. C. Géol.*, 1-542, 23 Pl..
- ROMAN F. (1910).— Excursion au Brouzet et à Saint-Just. *C. R. Somm. S. Soc. Géol. France*, 27/9/1910, 141.
- ROPOLO P. (1995).— Implications of variation in coiling in some Hauterivian (Lower Cretaceous) heteromorph ammonites from the Vocontian basin, France. *Mém. Descr. C. Géol. Italie*, **LI**, 137-165, 7 Pl., Rome.
- ROPOLO P. & GONNET R. (1998).— A propos de quelques Ancyloceratidae nouveaux ou peu connus du Barrémien sommital de La Bédoule (B. du Rh.- France) : position stratigraphique et systématique. *Géologie Méditerranéenne*, **XXV**, 2, 117-143, 5 Pl., Marseille.
- ROSCHEN E.C.H. (1938).— Ammonites de la familia *PULCHELLIIDAE* en Colombia. *Bol. Petr. Dep. Petr.*, n° 103 à 108, 99-153, 8 Pl., Bogota.
- ROUCHADZE J. (1933).— Les Ammonites aptiennes de la Géorgie Occidentale. *Bull. Inst. Géol. Géorgie*, **I**, 3, 165-273, 22 Pl., Tbilissi.
- ROYO Y GOMEZ J. (1945).— Fossiles del Barremiense Colombiano. *Estud. Geol. Colombia*, **VI**, 33, 457-494, 6 Pl..
- S**
- SAKHELASHVILI L. (1995).— On Occurrence of *Spitidiscus Hugii* (*Ammonoidea*) in the Lower Barremian Sediments of Crimea-Caucasus. *Bull. Georg. Acad. Sc.*, **152**, 2, 328-332, Tbilissi.
- SARASIN CH. & SCHÖNDELMAYER CH. (1901).— Étude monographique des Ammonites du Crétacique inférieur de Châtel-Saint-Denis. *Mém. Soc. Pal. Suisse*, **XXVIII**, 1-91, 11 Pl., Genève.
- SARASIN CH. & SCHÖNDELMAYER CH. (1902).— Étude monographique des Ammonites du Crétacique inférieur de Châtel-Saint-Denis. *Mém. Soc. Pal. Suisse*, **XXIX**, 95-187, 14 Pl., Genève.
- SARKAR S. S. (1954 a).— Sur un genre nouveau d'Ammonite déroulées. *C. R. Somm. S. Soc. Géol. France*, 97-98, Paris.
- SARKAR S. S. (1954 b).— Some new genera of uncoiled ammonites from Lower Cretaceous. *Science and Culture*, **19**, 618-620.
- SARKAR S. S. (1955).— Révision des Ammonites déroulées du Crétacé inférieur du Sud-Est de la France. *Mém. Soc. Géol. France*, N. S., n°72, 1-176, 11 Pl., Paris.
- SARKAR S. S. (1966).— Sur l'extension de certains Invertébrés marins. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, **7**, **VIII**, 605-607, Paris.
- SARKAR S. S. (1977).— Sur *Binelliceras* genre nouveau d'Heteromorph et sur la validité du genre *Emericiceras* Sarkar, 1954. *Paläont. Z.*, **51**, 3/4, 258-261, Stuttgart.
- SAYN G. (1890a).— Note sur le Barrémien de Cobonne (Drôme). *Bull. Soc. Géol. France*, (3), **XVIII**, 230-234, Paris.
- SAYN G. (1890b).— Sur la faune d'Ammonites pyriteuses barrémiennes du Djebel-Ouach, province de Constantine. *Extr. C. R. Acad. Sci.*, 1-2, Paris.
- SAYN G. (1890c).— Description des Ammonitidés du Barrémien du Djebel-Ouach. *Bull. Soc. Agric. Lyon*, **6**, **III**, 135-208, 3 Pl., Lyon.

- SAYN G. (1892).— Sur le Néocomien de la Chaîne de Raye et des environs de Combovin (Drôme). *Bull. Soc. Stat. Départ. Isère*, 1-11, Grenoble.
- SAYN G. (1896).— Note sur le Néocomien du Djebel Ouach. *Bull. Soc. Géol. France*, (3), **XXIV**, 1162-1167, Paris.
- SAYN G. (1903).— Sur la faune de l'Hauterivien supérieur du Dauphiné. *C. R. Somm. S. Soc. Géol. France*, 16/3/1903, 142-143.
- SAYN G. (1904).— Alpheus Hyatt. Pseudoceratites of the Cretaceous. Mémoire posthume, édité par T. W. Stanton. *Revue critique de Paleozoologie*, 8, 121-125.
- SAYN G. (1908).— Sur l'Urgonien de Barcelonne (Drôme). *C. R. Somm. S. Soc. Géol. France*, n° 11, 106-107, Paris.
- SAYN G. (1909).— Sur les *Desmoceras* de l'Hauterivien et le groupe de *Desm. Sayni* PAQUIER. *Bull. Soc. Géol. France*, **IX**, n° 19, séance du 21 Juin, Paris.
- SAYN G. (1910 a).— Excursions de la Société géologique (23, 24, 25, 26 et 27 Septembre) dans la Drôme, l'Ardèche et le Gard. *C. R. Somm. S. Soc. Géol. France*, 25/9/1910, 137-141.
- SAYN G. (1910 b).— Excursions de la Société géologique (23, 24, 25, 26 et 27 Septembre) dans la Drôme, l'Ardèche et le Gard. *Bull. Soc. Géol. France*, (4), **X**, 873-899, Paris.
- SAYN G. (1920).— Les *Phylloceras* gargasiens du Sud-Est de la France (Espèces nouvelles ou peu connues). *Mém. Expl. C. Géol. Dét. France*, 191-203, 1 Pl., Paris.
- SAYN G. & LORY P. (1894).— Sur l'existence de lentilles récifales à Ammonites dans le Barrémien aux environs de Châtillon-en-Diois. *Extr. C. R. Acad. Sci.*, 1-3, Paris.
- SAYN G. & ROMAN F. (1900).— Sur le Néocomien de la rive droite du Rhône. *C. R. Somm. S. Soc. Géol. France*, séance du 5 novembre, 126-127.
- SAYN G. & ROMAN F. (1901).— Composition du Barrémien sur la rive droite du Rhône dans la région de Viviers. *Bull. Soc. Géol. France*, 123-125, Paris.
- SAYN G. & ROMAN F. (1904).— L'Hauterivien et le Barrémien de la rive droite du Rhône et du Bas-Languedoc. *Bull. Soc. Géol. France*, (4), **IV**, 607-640, Paris.
- SCHINDEWOLF O. H. (1966).— Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. *Akad. Wissensch. Literat.*, **VI**, n° 8, 723-807, Wiesbaden.
- SIMIONESCU I. (1897).— Die Barrême fauna im Quellgebiete der Dimbovicioara (Rumänien). *Verhandl. K. K. Geol. Reichsanst.*, 131-134, Vienne.
- SIMIONESCU I. (1898).— Studii geologice si Paleontologice din Carpatii Sudici. II. Fauna neocomiana din basenul Dimbovicioarei. *Publ. Fond. Vasilie Adamachi*, n° II, 101-145, 8 Pl., Bucarest.
- SIMIONESCU I. (1899).— Note sur quelques Ammonites du Néocomien français. *Ann. Univ. Grenoble*, **XI**, n°3, 475-490, Grenoble, Paris.
- SIMIONESCU I. (1900).— La faune néocomienne du bassin de Dimbovicioara. *Ann. Sci. Univ. Jassy*, 1-15, 8 Pl..
- SKWARKO S. K. & THIEULOUY J.-P. (1989).— Early Barremian (Early Cretaceous) mollusca from western Irian Jaya, Indonesia. *Publ. Geol. Res. Dev. Centre, Paleontology series*, n° 6, 26-43, 4 Pl.
- SORNAY J. (1967).— Remarques sur le Crétacé inférieur entre Viviers-sur-Rhône et le Teil (Ardèche). *Bull. Serv. Carte Géol. France 1965*, **LXI**, n° 279, 301-394, Paris.
- SORNAY J. (1968).— Sur des Ammonites du Barrémien et de l'Aptien d'Ibiza (Baléares). *Ann. Scient. Univ. Besançon*, **3**, Géol., fasc. 5, 3-8, Besançon.
- SPATH L. F. (1923).— A Monograph of the Ammonoidea of the Gault, part. 1. *Palaeontographical Society 1921*, 1-72, 4 Pl., Londres.
- SPATH L. F. (1924).— On the Ammonites of the Speeton Clay and the Subdivisions of the Neocomian. *Geological Magazine*, **LXI**, n° 716, 73-89, Londres.
- STAHLER R. (1934).— Neocom auf der Kapverden-Insel Maio. *N. Jarhb. Min., Geol., Pal.*, **73**, Abt. B, 1934, 265-301, Stuttgart.
- STOYKOVA H. (1992).— Genus *Kutatissites* (Ammonoidea, lower Cretaceous) from Northeast Bulgaria. *Géobios*, **25**, fasc. 2, 251-261, Lyon.
- SULTANOV A. D. & ALIEV R. A. (1974).— Significance of ammonite fauna in the subdivision Lower Cretaceous deposits of South-Eastern Caucasus (trad.). *Acad. Sci. Azerbaidjan C. C. P.*, **XXX**, n° 12, 22-25, Bakou.

T

- THIEULOUY J.-P. (1971).— Réflexions sur le genre *Lyticoceras* HYATT, 1900 (AMMONOIDEA). *C. R. Acad. Sci. Paris*, **272**, 2297-2300, Paris.
- THIEULOUY J.-P. (1972).— Biostratigraphie des lentilles à Peregrinelles (Brachiopodes) de l'Hauterivien de Rottier (Drôme, France). *Geobios*, **5**, 1, 5-53, 5 Pl., Lyon.
- THIEULOUY J.-P. (1976).— Le genre géorgien *Kutatissites* (Ammonoidea) dans le sud-est français. *Géologie Alpine*, **52**, 99-103, 1 Pl., Grenoble.
- THIEULOUY J.-P. (1977).— Les ammonites boréales des formations néocomiennes du Sud-Est français (Province Subméditerranéenne). *Géobios*, **10**, 3, 395-461, 9 Pl., Lyon.
- THIEULOUY J.-P. (1979).— *Matheronites limentinus* n. sp. (Ammonoidea) espèce type d'un horizon repère Barrémien supérieur du Vercors méridional (Massif Subalpin Français). *Geobios*, Mémoire spécial **3**, 305-317, Lyon.
- THIEULOUY J.-P., BOISSEAU T., FABRE P. & GIDON M. (1983).— Sur la position stratigraphique de *Lyticoceras claveli* Busnardo et Thieulouy, 1983 dans le massif de la Grande Chartreuse (Dauphiné, France). *Géologie Alpine*, **59**, 61-64, Grenoble.
- THIEULOUY J.-P. & BULOT L.G. (1992).— Ammonites du Crétacé inférieur du Sud-Est de la France : 1. Nouvelles espèces à valeur stratigraphique pour le Valanginien et l'Hauterivien. *Géologie Alpine*, **68**, 85-103, Grenoble.
- THOMEL G. (1963).— Le Crétacé des environs de Chabrières (Basses-Alpes). *Bull. Soc. Géol. France*, **7**, **V**, 333-344, Paris.
- THOMEL G. (1964).— Contribution à la connaissance des Céphalopodes crétacés du Sud-Est de la France, note sur les Ammonites déroulées du Crétacé inférieur vocontien. *Mém. Soc. Géol. Fr.*, N. S., **101**, 1-80, 12 Pl., Paris.
- THOMEL G. (1965).— Contribution à la connaissance des Céphalopodes crétacés du Sud-Est de la France. Sur deux espèces du Crétacé inférieur des Basses-Alpes. *Bull. Soc. Géol. France*, **7**, **VII**, 417-420, 1 Pl., Paris.
- MEL G. (1974).— Age ou Etage ? Essai d'application de la chronologie hémérale au Système Crétacé. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **279**, D, 133-136, Paris.
- THOMEL G., DELANOY G. & AUTRAN G. (1987).— Valeur taxonomique, position stratigraphique et relations phylétiques des genres d'Ammonoidea: *Acrioceras* Hyatt, 1900 et *Aspinoceras* Anderson, 1938 au cours des temps hauteriviens, ainsi que leurs dérivés. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **305**, II, 215-219, 1 Pl., Paris.
- THOMEL G., DELANOY G., COULLET P., DAVOUX J., FUHR F., FUHR M., GAZEL L., GIVERO J., JULLIAN H., JULLIAN V., LEVAN G., MASCARELLI E., MAUREL L., POUPON A. & SALOMON M. (1990).— Le genre *Acrioceras* HYATT, 1900 dans le Barrémien du Sud-Est de la France. *Ann. Mus. Hist. Nat. Nice*, **VII**, 20-110, 17 Pl., Nice.
- THOMEL G. & LANTEAUME M. (1967).— Considérations sur la mise en évidence de dépôts aptiens dans la région niçoise. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **265**, D, 1456-1459, Paris.
- TINTANT H. (1974).— Les méthodes quantitatives en paléontologie; domaines d'application et limites. *Bull. Soc. Géol. France*, **7**, **XVI**, 333-335, Paris.
- TINTANT H. (1984).— L'évolution du concept de genre: de la similitude à la parenté. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, **7**, **XXVI**, n°4, 573-582, Paris.

- TOMITCH I. (1921).— Contributions à la connaissance du Crétacé inférieur des Préalpes maritimes. *Notes provençales*, **15**, Notes paléontologiques III, 1-24, A. Guébard édit., Paris.
- TORCAPEL A. (1884).— Quelques fossiles nouveaux de l'Urgonien du Languedoc. *Bull. Soc. Et. Sci. Nat. Nîmes*, 133-141, 4 Pl..
- TOULA F. (1890).— Geologische Untersuchungen im Östlichen Balkan und in den Angrenzenden Gebieten. *Denks. Math. Naturwissensch. Cl. Kaiserl. Akad. Wissenschaften*, **LVII**, 1-19, Pl. I à IV, Vienne.
- TZANKOV V. & BRESKOVSKI S. (1982).— Volume et contenu de la famille Holcodiscidae SPATH, 1924. *C. R. Acad. Bulgare Sci.*, **35**, 4, 491-493, Sofia.
- TZANKOV V. & BRESKOVSKI S. (1985).— Ammonites des familles Holcodiscidae Spath, 1924 et Astieridiscidae Tzankov et Breskovski, 1982. I Stratigraphie et notes phylogénétiques. *Geologica balcanica*, **15**, 3, 45-62, Sofia.
- TZANKOV V. & BRESKOVSKI S. (1985).— Ammonites des familles Holcodiscidae Spath, 1924 et Astieridiscidae Tzankov et Breskovski, 1982. II, Description paléontologique. *Geologica balcanica*, **15**, 5, 3-52, Sofia.
- TZEBRIKOW W. (1889).— Note sur le Néocomien de la Crimée. *Extr. Bull. Soc. Impér. Nat. Moscou*, n° 1, Impr. Univ. Impér., Moscou.
- U**
- UHLIG V. (1882).— Die Wernsdorfer Schichten und ihre Äquivalente. *Sitzung. Kaiserl. Akad. Wissenschaften*, **LXXXVI**, 1, 86-117, Vienne.
- UHLIG V. (1883).— Die Cephalopodenfauna der Wernsdorfer Schichten. *Denk. K. Ak. Wissen.*, **XLVI**, 1-166, 32 Pl., Vienne.
- UHLIG V. (1887).— Ueber Neocomie Fossilien vom Gardenazza in Sudtirol. *Jahr. der K.K. Geol. Reichsanstalt*, **XXXVII**, 69-108, 3 Pl., Vienne.
- UHLIG V. (1901).— Ueber die Cephalopodenfauna der Teschener und Grodischer Schichten. *Buch. Kaiserl. Akad. Wissenschaften*, **LXXII**, Vienne.
- V**
- VADASZ E. & FÜLÖP F. (1959).— Les formations crétacées de la Hongrie. *Congr. Geol. Int. 1956*, XX° session, **1**, 221-251, Mexico.
- VASICEK Z. (1972).— Ammonoidea of the Tesin-Hradiste Formation (Lower Cretaceous) in the Moravskoslezské Beskydy Mts. *Rozpr. Ustr. Ust. geol.*, **38**, 1-103, 16 Pl., Prague.
- VASICEK Z. (1979).— Zwei neue faunistische Fundorte der unterkreide in der silesischen Einheit und Zusammenfassung der Revision der von V. Uhlig (1883) beschriebenen ammoniten. *Sborn. Vedeck. Vys. Skol. B. Ostrave*, **XXV**, 2, 119-134, 2 Pl.
- VASICEK Z. (1990).— Unterkreide-ammoniten aus neu abgeteufte Schichten im Gebiet von Frenstat-Trojanovice (Äussere Karpaten, Silesische Einheit, Csfir). *Acta. Mus. Moraviae Sci. Nat.*, **75**, 95-116, 3 Pl..
- VASICEK Z. (1995).— Lower Cretaceous ammonite biostratigraphy in the Western Carpathians (The Czech and Slovak Republics). *Géologie Alpine*, Mém. H. S. n° **20**, 1994, 169-189, 5 Pl., Grenoble.
- VASICEK Z. (1997).— Ammonite stratigraphy of the pre-Albian Lower Cretaceous formations of the Western Carpathians (Czech and Slovak Republics). *Geologica Carpathica*, **48**, 4, 231-242, Bratislava.
- VASICEK Z. & MICHALIK J. (1986).— The Lower Cretaceous Ammonites of the Manin Unit (Mt. Butkov, West Carpathians). *Geologica Carpathica*, **37**, 4, 449-481, 6 Pl., Bratislava.
- VASICEK Z. & MICHALIK J. (1988).— Some heteromorphic ammonites from Polomec (Hauterivian-Barremian, Central Western Carpathians, Czechoslovakia). *Geologica Carpathica*, **39**, 6, 655-674, 3 Pl., Bratislava.
- VASICEK Z. & MICHALIK J. (1999).— Early Cretaceous ammonoid paleobiogeography of the West Carpathian part of the Paleoeuropean shelf margin. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **212**, (1-3), 241-262, Stuttgart.
- VASICEK Z., MICHALIK J. & BORZA K. (1983).— To the «Neocomian» biostratigraphy in the Krizna-Nappe of the Strážovské Vrchy Mountains (Northwestern Central Carpathians). *Zitteliana*, **10**, 467-483, 2 Pl., Munich.
- VASICEK Z. & WIEDMANN J. (1994).— The Leptoceratoidinae : Small Heteromorph Ammonites from the Barremien. *Paleontology*, **37**, 1, 203-239, 4 Pl..
- VERMEULEN J. (1972).— Considérations sur la *Psilotissotia malladae* (NICKLÈS) et l'origine du genre *Nicklesia* HYATT. *C. R. Som. S. Soc. Géol. Fr.*, **7**, 23.
- VERMEULEN J. (1974 a).— Nouvelles données sur le genre *Coronites* HYATT, 1903 (AMMONOIDEA). *C. R. Acad. Sciences Paris*, série D, **278**, 1471-1473, 1 fig., Paris.
- VERMEULEN J. (1974 b).— Sur une biostratigraphie homophylétique basée sur la famille des Pulchelliidae. *C. R. Acad. Sciences Paris*, D, **278**, 2885-2887, Paris.
- VERMEULEN J. (1975 a).— Les zones de Pulchelliidae dans le Crétacé inférieur du Sud-Est de la France (Alpes de Haute-Provence, Alpes maritimes, Var). *C. R. 99° Congr. Soc. Sav. Besançon*, **1**, 17-26, Bibl. Nationale, Paris.
- VERMEULEN J. (1975 b).— Nouvelles données sur les espèces *Subpulchellia compressissima* (D'ORB.) 1840 et *Plesiospitidiscus ligatus* (D'ORB.) 1840 (AMMONOIDEA). Inédit.
- VERMEULEN J. (1980 a).— Etude de la famille des PULCHELLIIDAE, révision de trois espèces types du Barrémien du Sud-Est de la France. *Thèse Doctorat de Spécialité*, 1-101, 4 Pl., Nice, inédit.
- VERMEULEN J. (1980 b).— Biozonation homophylétique du Barrémien du Clos de Barral (Var). *Ammonites*, 181-184, 2 Pl., Serre édit. Nice.
- VERMEULEN J. (1995 a).— *Coronites darsi*, nouvelle espèce de la famille des PULCHELLIIDAE (AMMONOIDEA). *Riviera Scientifique* 1994, **XI**, 57-64, 2 Pl., Nice.
- VERMEULEN J. (1995 b).— Nouvelle tripartition de la famille des PULCHELLIIDAE (AMMONOIDEA) illustrée par la description de trois espèces des Alpes de Haute-Provence. *Riviera Scientifique*, **XII**, 65-80, 2 Pl., Nice.
- VERMEULEN J. (1996 a).— Nouvelle biozonation du Barrémien basée sur la famille des (PULCHELLIIDAE (AMMONOIDEA). *Géologie Alpine* 1995, **71**, 199-211, 2 Pl., Grenoble.
- VERMEULEN J. (1996 b).— Variabilité morphologique et statut taxinomique de *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY) 1841 (PULCHELLIIDAE (AMMONOIDEA). *Ann. Soc. Sc. Nat. et Archéol. de Toulon et du Var*, **48**, fasc. 2, 141-146, 1 Pl., Toulon.
- VERMEULEN J. (1996 c).— Le Barrémien de Saint-Martin, Escragnolles (Alpes Maritimes, France). *Riviera Scientifique*, **XII**, 53-76, 2 Pl., Nice.
- VERMEULEN J. (1997 a).— Origine, classification et évolution des PULCHELLIINAE (DOUVILLÉ) 1911 *emend.* VERMEULEN 1995 (PULCHELLIIDAE, ENDEMOCERATACEAE, AMMONOIDEA). *Géologie Alpine* 1996, **72**, 101-115, 4 Pl., Grenoble.
- VERMEULEN J. (1997 b).— *Kotetishvilia*, nouveau genre barrémien de la sous-famille des PSILOTTISOTIINAE (PULCHELLIIDAE, ENDEMOCERATACEAE, AMMONOIDEA). *Géologie Alpine* 1996, **72**, 117-125, 2 Pl., Grenoble.
- VERMEULEN J. (1997 c).— *Moutoniceras marii* nouvelle espèce d'ammonite hétéromorphe du Barrémien du Sud-Est de la France. *Riviera Scientifique*, **XII**, 73-80, 1 Pl., Nice.
- VERMEULEN J. (1998 a).— Sur quelques espèces nouvelles ou mal connues de la famille des PULCHELLIIDAE (ENDEMOCERATACEAE, AMMONOIDEA). *Géologie Alpine* 1997, **73**, 77-97, 3 Pl., Grenoble.
- VERMEULEN J. (1998 b).— Biohorizons ammonitiques dans le Barrémien du Sud-Est de la France (de la zone à Hugii à la zone à Sartousiana). *Géologie Alpine* 1997, **73**, 99-117, 4 Pl., Grenoble.

- VERMEULEN J. (1998 c).– Nouvelle Biostratigraphie ammonitique du Barrémien (pro parte) du Sud-Est de la France. *C. R. Acad. Sciences Paris*, Série II a, **327**, 619-624, Paris.
- VERMEULEN J. (1998 d).– Applications extensives de la biozonation ammonitique utilisée dans le Barrémien du Sud-Est de la France (Zone à Hugii à Zone à Sartousiana). *2° Congr. Fr. Stratigr.*, Sept. 98, 160, Paris.
- VERMEULEN J. (1999).– Sur quelques espèces de PULCHELLIIDAE (AMMONOIDEA, AMMONITINA) de l'Hauterivien et du Barrémien du Sud-Est de la France. *Ann. Mus. Hist. Nat. Nice* 1998, **XIII**, 351-387, 3 Pl., Nice.
- VERMEULEN J. (2000 a).– Révision de l'espèce index *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), AMMONOIDEA, AMMONITINA, PULCHELLIIDAE, du Barrémien supérieur. *Ann. Mus. Hist. Nat. Nice* 1999, **XIV**, 27-43, 3 Pl., Nice.
- VERMEULEN J. (2000 b).– Nouvelles données sur les répartitions stratigraphiques, les évolutions et les classifications de trois familles d'ammonites du Crétacé inférieur. *Géologie Alpine* 1999, **75**, 123-132, Grenoble.
- VERMEULEN J. (2001 a).– Nouvelles données sur l'origine, l'évolution et la classification des Hemihoplitidae Spath, 1924 (Ammonoidea, Ancylocerataceae). *Ann. Mus. Hist. Nat. Nice* 2000, **XV**, 91-101, Nice.
- VERMEULEN J. (2001 b).– Les espèces du genre *Kotetishvilina* VERMEULEN, 1997 et leur évolution. *Ann. Mus. Hist. Nat. Nice* 2000, **XV**, 103-149, 5 Pl., Nice.
- VERMEULEN J. & BERT D. (1998). – Sur l'ammonitofaune du Barrémien de la Saurée près de Tourrette-Levens (Alpes-Maritimes, France). *Riviera Scientifique*, **XII**, 77-88, 2 Pl., Nice.
- VERMEULEN J. & THIEULOY J. P. (1999).– Conceptions nouvelles de l'évolution et de la classification de la famille des Holcodiscidae Spath, 1923 (Ammonoidea, Desmocerataceae). *C. R. Acad. Sci. Paris*, Série IIa, **329**, 363-367, Paris.
- VERMEULEN J., CLEMENT A. & AUTRAN G. (1999).– Un nouveau repère biostratigraphique dans l'Hauterivien supérieur du Sud-Est de la France : l'Horizon à *Subsaynella begudensis*. *Riviera Scientifique*, **XII**, 71-78, 1 Pl., Nice.
- VERMEULEN J., THIEULOY J. P. & LAPEYRE J. F. (1999).– *Hamiticeras crevolai* sp. nov. (AMMONOIDEA, ANCYLOCERATINA), de l'Hauterivien supérieur du Sud-Est de la France. *Riviera Scientifique*, **XII**, 79-84, 1 Pl., Nice.

W

- WIEDMANN J. (1962a).– Habitus, Skulptur und Suture bei Kreide-Ammonoideen. *N. Jb. Paläont. Abh.*, **114**, 3, 317-332, Pl. 18, Stuttgart.
- WIEDMANN J. (1962b).– Unterkreide-ammoniten von Mallorca. 1. Lieferung: Lytoceratina, Aptychi. *Akad. Wissensch. Liter.*, n° **1**, 1-150, Pl. 1 à 10, Wiesbaden.
- WIEDMANN J. (1968).– Evolucion y clasificacion de los Amonites del Cretacico. *Bol. Geol. Univ. Santander*, **24**, 23-51, 2 Pl..
- WIEDMANN J. (1973a).– Evolution or revolution of ammonoids at Mesozoic System boundaries. *Biological Review*, **48**, 5, 162-194.
- WIEDMANN J. (1973b).– Ancyloceratina (Ammonoidea) at the Jurassic/Cretaceous Boundary. *Atlas of Palaeobiogeography*, 309-316, A. Hallam édit., Elsevier impr.
- WRIGHT C. W. (1981).– The AMMONOIDEA. The evolution, classification, mode of life and geological usefulness of a major fossil group, 6, Cretaceous Ammonoidea. *Syst. Ass. Special Vol.*, **18**, House M. R. et Senior J. R. édit.

Index des genres et espèces

BUERGLICERATINAE VERMEULEN, 1995

- Subsaynella* SPATH, 1923 p. 76
- Subsaynella sayni* PAQUIER, 1900 p. 76
- Subsaynella begudensis* THIEULOY & BULOT, 1992 p. 78
3, 1-4 ; 4, 5 ; 10, 4.
- Subsaynella mimica* THIEULOY & BULOT, 1992 p. 80
3, 5, 6 ; 4, 4, 6
- Subsaynella subcarinata* sp. nov. p. 81
3, 7, 8 ; 4, 2, 3, 7, 8
- Thieuloyceras* BRESKOVSKI, 1980 p. 83
- Thieuloyceras autrani* VERMEULEN, 1998 p. 83
5, 1-5.
- Malgasaynella* BUSNARDO, 1970 p. 85
- Discoidellia* VERMEULEN, 1995 p. 85
- Discoidellia pouponi* VERMEULEN, 1999 p. 86
5, 12-17
- Discoidellia couratieri* VERMEULEN, 1995 p. 87
6, 4-8 ; 7, 1, 2, 6, 8, 9.
- Discoidellia gabyi* sp. nov. p. 89
8, 1-4.
- Discoidellia cocentainensis* sp. nov. p. 90
8, 5-12.
- Discoidellia favrei* OOSTER, 1860. p. 92
6, 1-3 ; 7, 3-5, 7, 10 ; 9, 1, 2, 7, 8 ; 11, 4-9.
- Discoidellia mariolae* NICKLÈS, 1890 p. 95
1, 1 ; 9, 3-5.
- Discoidella vermeuleni* CECCA, FARAONI & MARINI. p. 96
- Buergliceras* ETAYO-SERNA, 1968 p. 96
- Buergliceras buerglii* ETAYO-SERNA, 1968 p. 97
11, 1-3.
- Buergliceras maxima* (BÜRL, 1956) p. 99
10, 2, 3.
- Buergliceras apenninica* (CECCA *et al.*, 1998). p. 100
9, 6.

« *Ammonites* » *masyleus* COQUAND, 1852 p. 101

PSILOTISSOTIINAE VERMEULEN, 1995

- Psilotissotia* HYATT, 1900 p. 103
- Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880) p. 104
1, 2 ; 12, 1-3, 6-12, 15-19
- Psilotissotia colombiana* (D'ORBIGNY, 1842) p. 106
13, 1-11.

Subpulchellia HYATT, 1903 p. 107

- Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894). p. 108
1, 3 ; 13, 12, 13 ; 14, 1-4, 8-11 ; 15, 1-3, 10, 11
- Subpulchellia argoti* VERMEULEN, 1998 p. 110
14, 5-7.

Arnaudiella VERMEULEN, 1997 p. 111

- Arnaudiella bertrandi* (NICKLÈS, 1894). p. 111
15, 4, 5, 12, 15 ; 16, 1-10.
- Arnaudiella anglesense* (VERMEULEN, 1995) p. 113
- Arnaudiella wiedmanni* VERMEULEN, 1998. p. 114
16, 14, 15 ; 17, 5-7.
- Arnaudiella schlumbergeri* NICKLÈS, 1894. p. 115
16, 11-13 ; 17, 1-4, 11-13.

Kotetishvilia VERMEULEN, 1997 p. 116

- Kotetishvilia primitiva* sp. nov. p. 117
28, 1.
- Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903). p. 119
1, 6 ; 16, 16-18 ; 18, 1-16.
- Kotetishvilia leroyi* VERMEULEN, 2001 p. 121
19, 1-3.
- Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841). p. 123
2, 7, 8 ; 20, 1-12 ; 21, 1-11 ; 22, 1-7.
- Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890). p. 126
22, 8-10 ; 23, 1-9 ; 24, 1-3 ; 25, 1-7.
- Kotetishvilia* (?) *prahovens* (AVRAM & STEFANESCU, 1965 p. 129
- Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962). p. 129
26, 1-10.
- Kotetishvilia fischeuri* (JOLEAUD, 1911) p. 132
- Kotetishvilia sauvageaui* (HERMITE, 1879) p. 133
27, 1-11 ; 28, 2, 3.
- Kotetishvilia brevicostata* (KOTETISHVILI, 1980) p. 136
28, 4, 8-10.
- Kotetishvilia dutruegi* (COQUAND, 1880) p. 137

PULCHELLIINAE DOUVILLÉ, 1890 emend. VERMEULEN, 1995

Nicklesia HYATT, 1903 p. 140

- Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841). p. 141
1, 4 ; 2, 1-6 ; 29, 1-6 ; 30, 1-11 ; 31, 1-4 ;
32, 1-11 ; 33, 1-10 ; 34, 1-11 ; 35, 1-4 ; 36, 1-10.
- Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841). p. 146
37, 1-10 ; 38, 1-11.

Coronites HYATT, 1903 p. 149

- Coronites darsi* VERMEULEN, 1995. p. 150
39, 1-17 ; 40, 1-14.

Coronites ? danremonti (SAYN, 1890).

Coronites coronatoides (SAYN, 1890).
41, 14-17

Memmiella VERMEULEN, 1999

Memmiella crevolai VERMEULEN, 1999
41, 3, 4, 6-8

Memmiella subcaicedi (SAYN, 1890)

Curiolia VERMEULEN, 1998

Curiolia heinzi (SAYN, 1890)
41, 4, 9-11

Curiolia garroni VERMEULEN, 1998
41, 12, 13

Curiolia salomoni sp. nov.
56, 1

Heinzia SAYN, 1890 *n. transl.* HYATT, 1903

Heinzia communis (BÜRGL, 1956)
42, 1-10 ; **43**, 1-5

Heinzia caicedi (KARSTEN, 1856).
1, 5 ; **45**, 1-10 ; **46**, 1-10

p. 152 *Heinzia hispanica* HYATT, 1903

p. 153 **47**, 1-3

Heinzia sayni HYATT, 1903
2, 9-12 ; **47**, 5-14

p. 155 *Heinzia* cf. *hoplitiformis* (SAYN, 1890)

p. 155 **47**, 15, 16

Heinzia cf. *leivaensis* (BÜRGL, 1956)

p. 156 **44**, 1-3

p. 157 *Pulchellia* UHLIG, 1882

p. 158 *Pulchellia galeata* (BUCH, 1838)
43, 6-10 ; **44**, 4-6

p. 159

Gerhardtia HYATT, 1903

p. 160 *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856)
1, 7, 9 ; **55**, 8-10 ; **56**, 3

Gerhardtia sartousiana (D'ORBIGNY, 1841)
48, 1-10

p. 163 *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1841)
1, 8 ; **49**, 1-11 ; **50**, 1-9 ; **51**, 1-10 ;

p. 165 **52**, 1-12 ; **53**, 1-14 ; **54**, 1-4 ; **55**, 4-7

p. 167

p. 169

p. 171

p. 172

p. 174

p. 177

p. 178

p. 182

p. 187

Glossaire

A

Acmé : période de développement quantitatif maximal d'une espèce.

Aff. : abréviation de affine ; utilisée pour caractériser un, ou des spécimens, qui possèdent des caractères morphologiques proches de ceux d'une espèce donnée, mais qui ne peut, ou ne peuvent, être considérés comme conspécifiques.

Anaphylétique : caractérise l'évolution d'une lignée dont les différentes espèces se succèdent par parenté directe.

Apertural (e) : relatif à l'ouverture de la coquille.

Arête ventrale : Chez les PULCHELLINAE, caractérise l'arête costale la plus externe des structures périphériques qui délimite les bords du ventre. Peut aussi être utilisée pour qualifier une arête de direction longitudinale (spirale) située sur le ventre.

Arête latérale (ou latéro-ventrale) : arête costale marquant la limite entre le parallélogramme latéro-ventral et la structure latérale.

Arête interne : arête costale marquant la limite la plus interne de la structure latérale.

Arrière : Partie la plus distale de la coquille par rapport à l'ouverture buccale. Est aussi utilisé pour qualifier une structure ornementale, une zone de la coquille plus éloignée de l'ouverture buccale qu'une autre.

* **Astérisque** : le signe * dans un tableau de mesure indique que la mesure est approximative ou incertaine.

Avant : Partie la plus distale de la coquille par rapport à la protoconche. Est utilisé pour qualifier une structure ornementale, une zone de la coquille plus rapprochée de l'ouverture buccale qu'une autre.

B

Benthique : qualifie le fond d'un environnement de plate-forme où le benthos est abondant. Qualifie aussi la faune vivant dans ce domaine.

Benthos : Ensemble des organismes vivant sur le fond, ou près du fond, dans un milieu aquatique.

C

Cf. : désigne un spécimen dont le classement spécifique est fait avec un léger doute.

Costal (e, aux) : relatif aux côtes.

Côte : relief ornemental et structural très allongé naissant dans la partie basale ou inférieure d'un flanc et rejoignant un point homologue à celui de leur point de naissance sur l'autre flanc. Sur le plan pratique, les côtes sont décrites comme des entités, de leur point d'apparition sur un flanc jusqu'à la ligne siphonale.

Coupe-type : stratotype d'unité stratigraphique, étage, limite d'étages, zone ou sous-zone.

Cladogenèse : processus évolutif caractérisé par l'apparition d'une ou plusieurs espèces filles, divergeant de la lignée à laquelle appartient l'espèce mère.

Clavius (des clavi) : tubercule allongé et plus ou moins pincé à son sommet.

D

D : abréviation du diamètre mesuré sur une coquille ; ce diamètre mesuré ne correspond pas toujours au diamètre maximum.

E

Espèce-index : espèce caractérisant une biozone, une biochronozone, un horizon ou un biochronohorizon.

Epibole : ensemble de banc dans lesquels une espèce présente sa période de développement quantitatif maximal ou acmé.

F

Fantomatique : adjectif qualifiant des ornements très peu visibles, très peu ébauchés.

G

Genre : ensemble monophylétique d'espèces limité, à son origine par une espèce issue d'une cladogenèse et, à sa fin, par une autre cladogenèse ou une extinction de son espèce ultime.

Gr. : groupe ; caractérise aussi une espèce dont le classement spécifique n'est pas réalisable mais dont les caractéristiques permettent de la rapprocher d'un groupe d'espèces affines.

H

H : abréviation de la hauteur de tour mesurée, en rapport avec le diamètre mesuré D.

Hémipélagique : Qualifie un domaine intermédiaire entre les domaines benthique et pélagique. Qualifie aussi la faune vivant dans ce domaine.

Heterophylétique : qualifie une zonation dont les différentes espèces-index utilisées ne sont pas successivement liées par une parenté directe.

Holotype : spécimen type d'une espèce désigné comme type parmi d'autres spécimens lors de la création de cette espèce, ou étant le seul spécimen à avoir été étudié pour la création d'une espèce (monotypie).

Homophylétique : qualifie une zonation dont les différentes espèces-index utilisées sont liées successivement par une parenté directe.

Horizon : dans ce travail, banc caractérisé par une espèce index et servant de repère pour les corrélations biostratigraphiques.

Hypotype : spécimen sous-holotype d'une espèce désigné après la création de cette espèce; un hypotype peut ultérieurement devenir un néotype si l'holotype a été perdu.

L

L : dans un tableau de mesures, lettre signifiant qu'une partie de la zone mesurée sur la coquille est lisse.

Lecto : préfixe qualifiant un objet référentiel désigné à postériori.

Un lectotype est un spécimen type d'une espèce, désigné à postériori, pour pallier à l'absence de l'holotype.

Un lectostratotype est une coupe-type d'un étage, ou de strates marquant un événement particulier, désigné pour pallier à l'absence d'un stratotype.

Ligne de suture : ligne de jonction entre une cloison et l'enveloppe extérieure de la coquille.

Lobe : élément sutural dont la convexité est orientée vers l'arrière.

Longitudinal : désigne un sens ou une direction, qui suit l'enroulement spiral.

M

Marno-calcaires : alternances de bancs calcaires et d'inter-bancs marneux.

Monophylétique : qualifie une unité taxinomique constituée par des unités taxinomiques de rang immédiatement inférieur, issues d'un ancêtre unique de même rang taxinomique qu'elles.

Morphotype : phénotype morphologique.

Mousse : qualifie un ornement ou un relief peu vigoureux dont la délimitation est peu ou pas marquée, ou pas précise.

N

N ou NE : nombre de côtes externes sur le demi-tour de spire mesuré.

Néritique : qualifie un environnement de plate-forme où le benthos est abondant. Qualifie aussi la faune vivant dans cet environnement.

NI : nombre de côtes internes sur le demi-tour de spire mesuré.

Nodosités : reliefs mousses généralement peu vigoureux.

Nt : abbréviation du nombre de côtes par tour de spire.

O

O : abréviation désignant le diamètre de l'ombilic en rapport avec la hauteur de tour mesurée H.

Ombilic : dépression centrale de la coquille, délimitée par la suture ombilicale du dernier tour.

Ouverture buccale ou péristomiale : ouverture antérieure de la coquille, délimitée par le péristome ou, par extension, par le bord cassé de la coquille.

P

Parallélogramme latéro-ventral : partie latéro-ventrale sublosangique d'une côte, délimitée par les arêtes ventrale, latérale, antérieure et postérieure.

Paratype : sous-type d'une espèce désigné lors de la description originale de cette espèce.

Paroi péri-ombilicale : partie des flancs entourant et surplom-

bant l'ombilic, située entre les flancs *s. str.* et la suture ombilicale.

Pélagique : Qualifie le domaine de haute mer. Qualifie aussi la faune vivant dans ce domaine.

Péristome : bord naturel de l'ouverture buccale.

Phénotype : ensemble des caractères apparents d'un organisme.

Phylétique : relatif au phylum.

Phylogénétique : relatif à la phylogénèse.

Phylogénèse : ensemble des processus créant l'évolution des espèces, d'un ou de plusieurs phylums.

Phylum : ensemble monophylétique d'espèces. Dans ce travail, le phylum est synonyme de genre.

Plate-forme : surface continentale recouverte totalement ou épisodiquement par une mer ouverte ou un océan.

Polyphylétique : qualifie une unité taxinomique constituée par des unités taxinomiques de rang immédiatement inférieur, issues de plusieurs ancêtres de même rang taxinomique qu'elles.

Proverse : dans les descriptions spécifiques, qualifie des structures de la coquille qui ont une direction inclinée vers l'avant par rapport à une direction radiale.

Pulchelliennes : qualifie un type de côtes larges et peu flexueuses, communes chez les espèces des principaux genres de la sous-famille des PULCHELLIINAE, comme par exemple celles des genres *Nicklesia* HYATT, 1903 et *Pulchellia* UHLIG, 1882.

R

Radial(e) : qualifie un sens ou une direction allant, selon la ligne la plus courte, du centre de l'ombilic, ou d'un point de la suture ombilicale, vers l'intersection de la périphérie de la coquille et du plan sagittal.

Retombée ventrale : partie ventrale d'une côte, située entre le bord du ventre et la disparition ou l'atténuation siphonale ou périsiphonale de la même côte. Chez les espèces possédant des structures périphériques, les retombées ventrales sont limitées sur les bords du ventre par les arêtes ventrales et elles font alors conventionnellement partie de ces structures périphériques.

Rétroverse : dans les descriptions spécifiques, qualifie des structures de la coquille qui ont une direction inclinée vers l'arrière par rapport à une direction radiale.

S

Sagittal : relatif au plan de symétrie. Une coupe sagittale est une coupe selon le plan de symétrie.

Selle : élément sutural dont la convexité est dirigée vers l'ouverture buccale (vers l'avant).

Sinus : courbure ventrale des côtes. Un sinus proverse a sa convexité dirigée vers l'avant.

Siphon : structure interne tubulaire, de direction longitudinale, située au milieu du ventre, près de la coquille, chez les ammonites.

Sous-zone : ensemble de bancs et d'interbancs, à l'intérieur d'une zone, dont le plus inférieur correspond à l'apparition de

l'espèce-index subzonale et dont le supérieur est situé juste sous le premier banc de la sous-zone ou de la zone sus-jacente.

Structure latérale : partie très souvent proéminente d'une structure périphérique, délimitée idéalement par les arêtes latérale, interne, antérieure et postérieure.

Structures périphériques : structures costales ornementales latéro-ventrales et ventrales des espèces des genres *Heinzia* et *Gerhardtia*. Une structure périphérique est constituée d'une structure latérale, d'un parallélogramme latéro-ventral et d'une retombée ventrale.

Suture ombilicale : ligne de contact entre la base de la paroi péri-ombilicale et les tours précédents ; elle correspond à la limite supérieure de la partie involutive des flancs.

Synonyme majeur : se dit d'une espèce créée antérieurement, donc nomenclaturalement prioritaire, par rapport à une autre espèce qui lui est identique.

Synonyme mineur : se dit d'une espèce créée postérieurement, donc nomenclaturalement non prioritaire, à une autre espèce qui lui est identique.

Syntype : spécimen ayant été utilisé avec d'autres pour la description originale d'une espèce.

T

TL : nombre de tubercules latéraux sur le demi-tour mesuré.

TLE : nombre de tubercules latéro-externes sur le demi-tour mesuré.

Tubercule : relief ornemental proéminent, plus ou moins vigoureux. Un tubercule peut être arrondi, hémisphérique, épineux, allongé, en goutte, à sommet aplati...

V

Ventre : partie périphérique de la coquille correspondant, réellement ou idéalement, à la largeur des lobes ventraux ; dans la pratique, cette région, distale par rapport à l'axe d'enroulement, est délimitée soit par des ornements paticuliers, tubercules, clavis, carènes, arêtes, coudes, soit par une variation plus ou moins brusque de la courbure de la coquille.

Z

Zone : ensemble de bancs et d'interbancs, dont le plus inférieur correspond à l'apparition, réelle ou épibolienne, de l'espèce-index zonale et dont le supérieur est situé juste sous le premier banc de la zone sus-jacente.

Planche 1

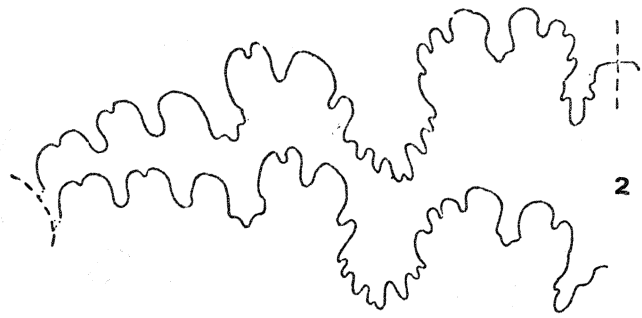
- Fig. 1 – Ligne de suture de *Discoideilia mariolae* (NICKLÈS, 1890), d'après R. Nicklès, 1890, Pl. I, fig. 7. x 2
- Fig. 2 – Ligne de suture de *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880), d'après R. Nicklès, 1890, p. 17, fig. 21. x 10 environ.
- Fig. 3 – Ligne de suture de *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894), **lectotype**, d'après R. Nicklès, 1894, Pl. VI, fig. 7 a. x 3
- Fig. 4 – Ligne de suture de *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), d'après H. Bürgl, 1956, Pl. III, fig. 10. x 4
- Fig. 5 – Ligne de suture de *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856), d'après K. Gerhardt, 1897, p. 151, fig. 14. x 3
- Fig. 6 – Ligne de suture de *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903), d'après R. Nicklès, 1894, Pl. V, fig. 5. x 3
- Fig. 7 – Ligne de suture de *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856), d'après K. Gerhardt, 1897, in H. Bürgl, 1956, Pl. IV, fig. 15. x 3
- Fig. 8 – Ligne de suture de *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), d'après K. Gerhardt, 1897, p. 153, fig. 15. x 3
- Fig. 9 – Ligne de suture de *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856), spécimen colombien, collection M. Breistroffer, Institut Dolomieu, Grenoble. x 1,2



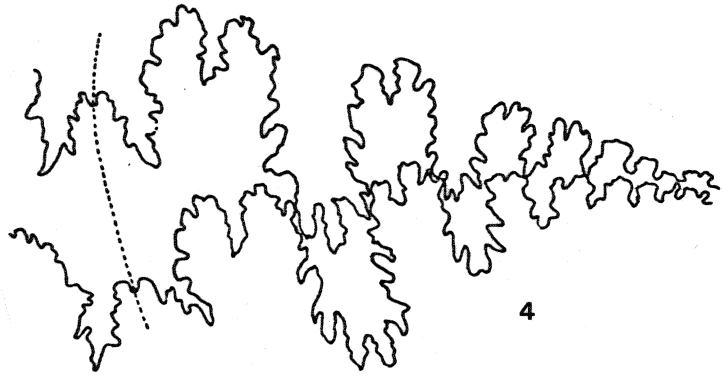
1



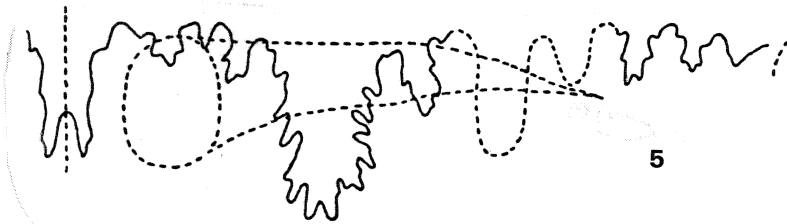
3



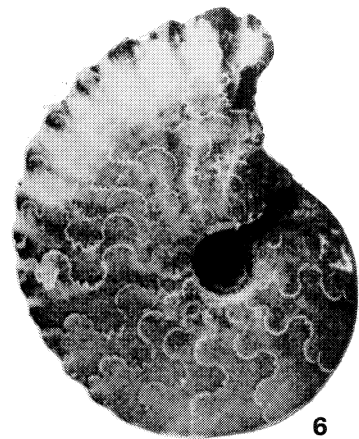
2



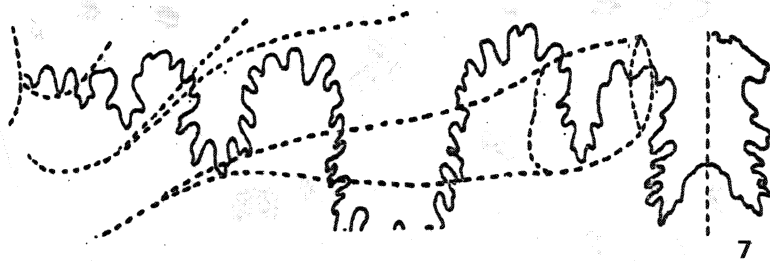
4



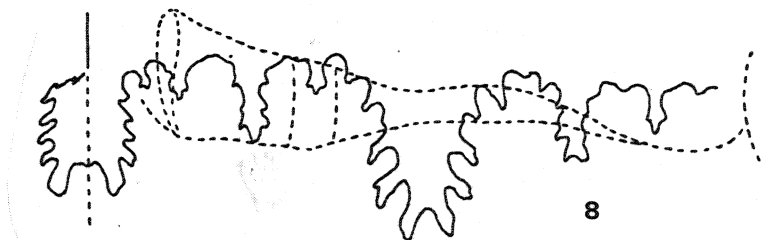
5



6



7



8



9

Planche 2

Fig. 1, 2 – Morphotype plat de *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414455, **hypotype**. x 2

Fig. 3, 4 – Morphotype gracile de *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414397. x 2

Fig. 5, 6 – Morphotype robuste de *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414495, **hypotype**. x 2

Fig. 7, 8 – Morphotype plat de *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414014, **hypotype**.
x 2

Fig. 9, 10 – Morphotype robuste de *Heinzia sayni* (HYATT, 1903), spécimen n° 414151. x 2

Fig. 11, 12 – Morphotype gracile de *Heinzia sayni* (HYATT, 1903), spécimen n° 414534, **hypotype**. x 2

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.

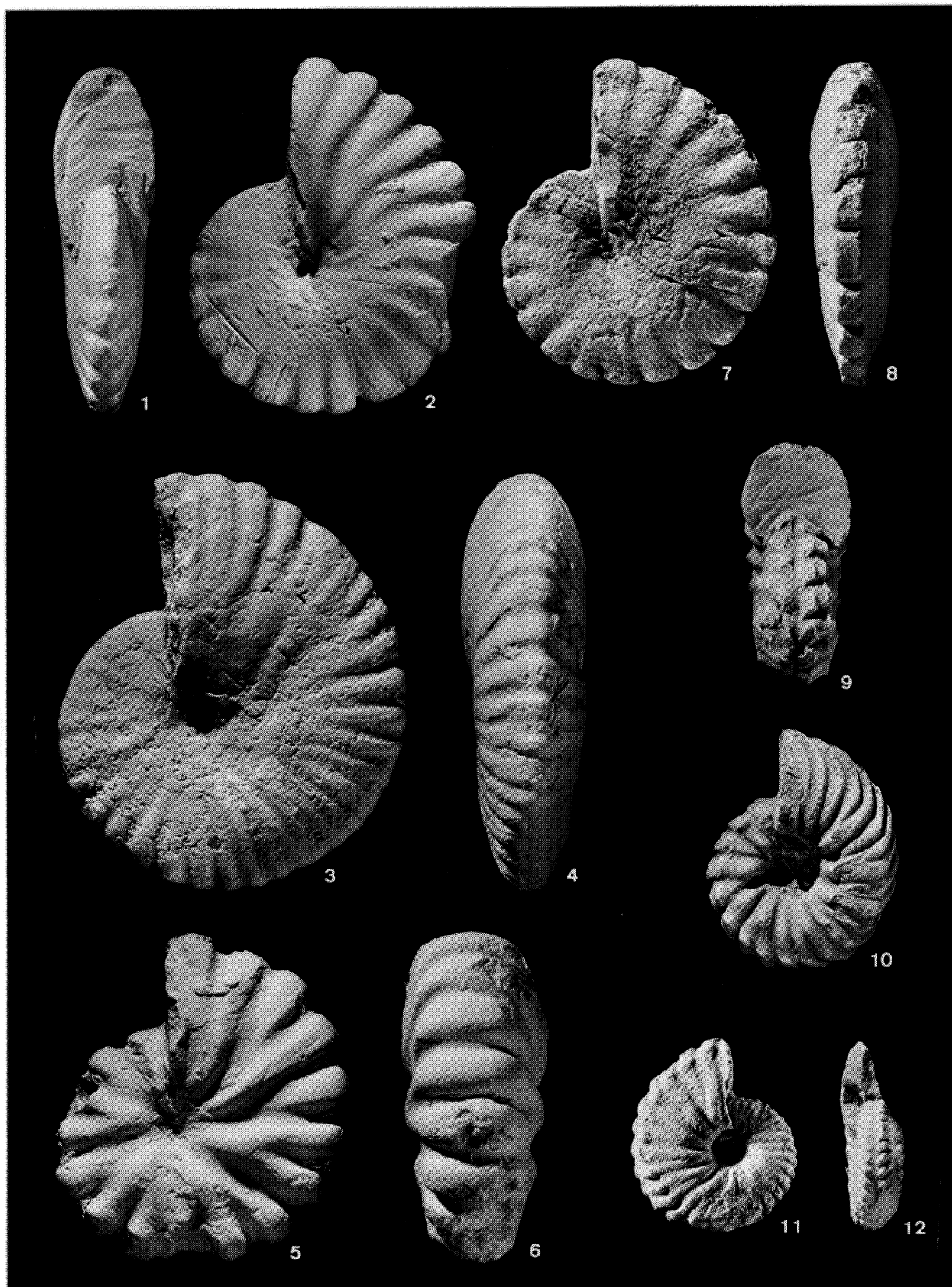


Planche 3

Fig. 1, 2, 3, 4 – *Subsaynella begudensis* THIEULOY & BULOT, 1992, spécimen n° 23721, banc n° 28, coupe du ravin de Malbouisset près Peyroules, Alpes de Haute-Provence. x 2

Fig. 5, 6 – *Subsaynella mimica* THIEULOY & BULOT, 1992, spécimen n° 23973, banc n° 28, coupe du ravin de Malbouisset près Peyroules, Alpes de Haute-Provence. x 2

Fig. 7, 8 – *Subsaynella* aff. *mimica*, spécimen n° 414821, très comprimé *post-mortem*, banc n° 143/0410, coupe n° 0410, les Ribas près Demandolx, Alpes de Haute-Provence. x 2

Spécimens n° 23721 et 23973 : collection G. Autran.
Spécimen n° 414821 : collection J. Vermeulen.



Planche 4

- Fig. 1 – *Discoidellia* aff. *cocentainensis* sp. nov., Hauterivien terminal, moulage, n° 49, du spécimen LG 22 figuré par J. C. Braga *et al.*, 1982, Planche 1, figure 10. x 1
- Fig. 2 – *Subsaynella subcarinata* sp. nov., spécimen n° 414312, Horizon à *Subsaynella begudensis*, banc n° 33/049, coupe n° 049, Clausson-le Collet des Boules près Peyroules, Alpes de Haute-Provence. x 2,1
- Fig. 3 – *Subsaynella subcarinata* sp. nov., spécimen n° 414910, Horizon à *Subsaynella begudensis*, banc n° 127/0413, coupe n° 0413, le Collet des Boules près Peyroules, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 4 – *Subsaynella mimica* THIEULOY & BULOT, 1992, spécimen n° 414896, partie inférieure de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*, banc n° 38/049, coupe n° 049, Clausson-le Collet des Boules près Peyroules, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 5 – *Subsaynella begudensis* THIEULOY & BULOT, 1992, spécimen n° 414897, Horizon à *Subsaynella begudensis*, banc n° 33/049, coupe n° 049, Clausson-le Collet des Boules près Peyroules, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 6 – *Subsaynella mimica* THIEULOY & BULOT, 1992, spécimen n° 414729, **hypotype**, Horizon à *Subsaynella begudensis*, banc n° 127/0413, coupe n° 0413, le Collet des Boules près Peyroules, Alpes de Haute-Provence. x 2,1
- Fig. 7 – *Subsaynella subcarinata* sp. nov., spécimen n° 414884, **holotype**, Horizon à *Subsaynella begudensis*, banc n° 33/049, coupe n° 049, Clausson-le Collet des Boules près Peyroules, Alpes de Haute-Provence. x 1,95
- Fig. 8 – *Subsaynella subcarinata* sp. nov., spécimen n° 414884, **holotype**, partie péri-aperturale montrant les côtes franchissant le ventre. Horizon à *Subsaynella begudensis*, banc n° 33/049, coupe n° 049, Clausson-le Collet des Boules près Peyroules, Alpes de Haute-Provence. x 3,2

Le moulage et les spécimens : collection J. Vermeulen



Planche 5

- Fig. 1, 2 – *Thieuloyceras autrani* VERMEULEN, 1998, spécimen n° 414831, **holotype**, banc n° 33/049, coupe n° 049, Clausson-le Collet des Boules près Peyroules, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 3, 4, 5 – *Thieuloyceras autrani* VERMEULEN, 1998, spécimen n° 23532, banc n° 28, coupe du ravin de Malbouisset près Peyroules, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 6, 7, 8 – *Thieuloyceras* ? sp. nov., spécimen n° 414842, banc n° 33/049, coupe n° 049, Clausson-le Collet des Boules près Peyroules, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 9, 10, 11 – *Thieuloyceras* aff. *densecostatum* BRESKOVSKI, 1980, spécimen n° 414815, banc n° 33/049, coupe n° 049, Clausson-le Collet des Boules près Peyroules, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 12, 13 – *Discoidellia pouponi* VERMEULEN, 1999, spécimen n° 414764, banc n° 147a/0410, coupe n° 0410, les Ribas près Demandolx, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 14, 15, 16, 17 – *Discoidellia pouponi* VERMEULEN, 1999, spécimen n° 414765, **holotype**, Base de la Zone à *Plesiospitidiscus ligatus*, banc n° 148/0410, coupe n° 0410, les Ribas près Demandolx, Alpes de Haute-Provence. x 2

Spécimen n° 23532 : collection G. Autran ; les autres spécimens : collection J. Vermeulen.

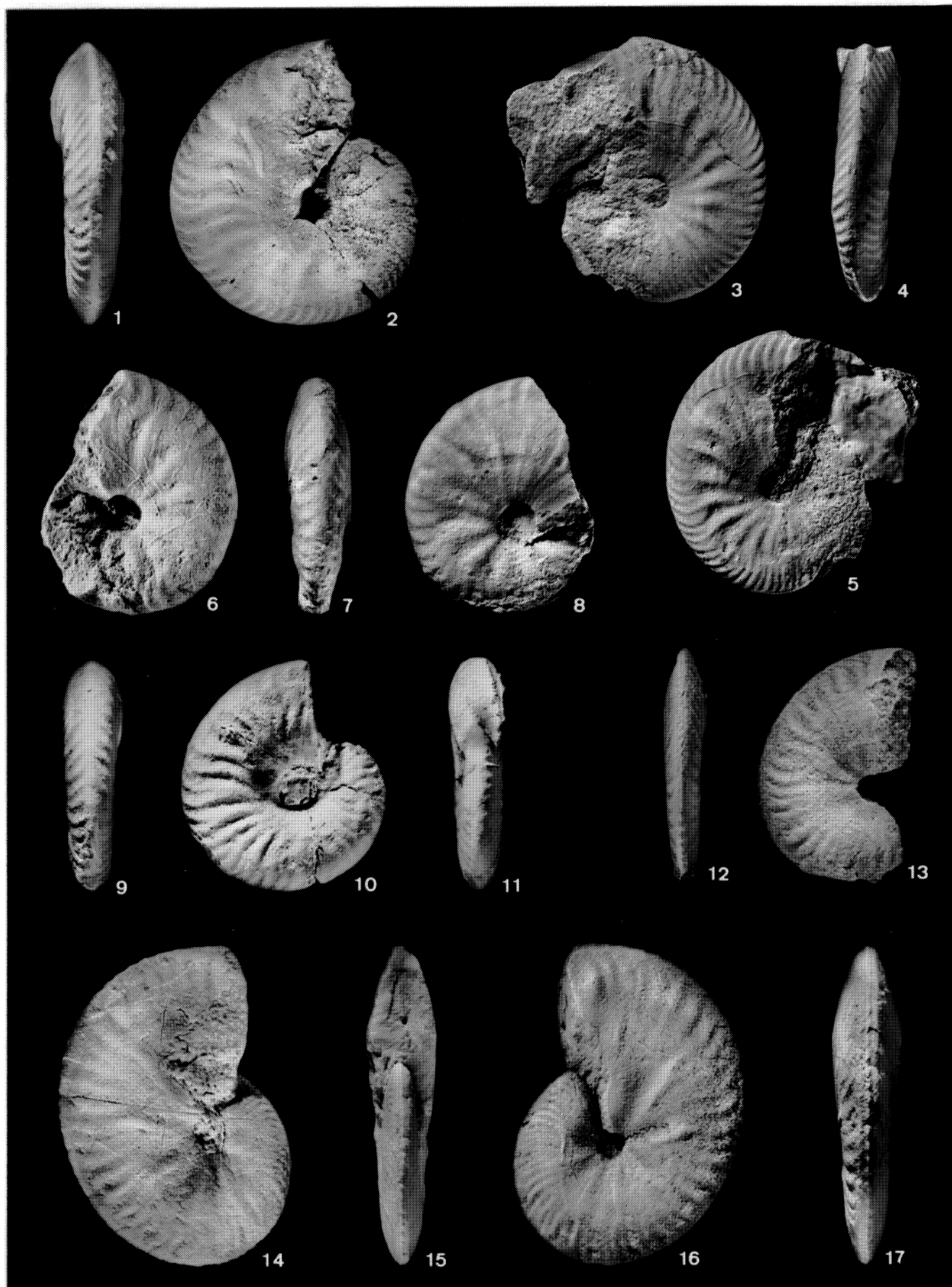


Planche 6

- Fig. 1, 2, 3– *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860), spécimen n° 414768, **hypotype**, niveaux à *Pseudothurmannia* pyriteux, La Querola près Cocentaina, Province d'Alicante, Espagne. **x 1**
- Fig. 4, 5 – *Discoidellia couratieri* VERMEULEN, 1995, spécimen n° 23974, banc n° 40, coupe du ravin de Mal Bouisset près Peyroules, Alpes de Haute-Provence. **x 2**
- Fig. 6, 7, 8– *Discoidellia couratieri* VERMEULEN, 1995, spécimen n° 414801, banc n° 100/048, coupe n° 048, ravin de Destourbes près La Garde, Alpes de Haute-Provence. **x 2**

Spécimen n° 23974 : collection G. Autran ; les autres spécimens : collection J. Vermeulen.

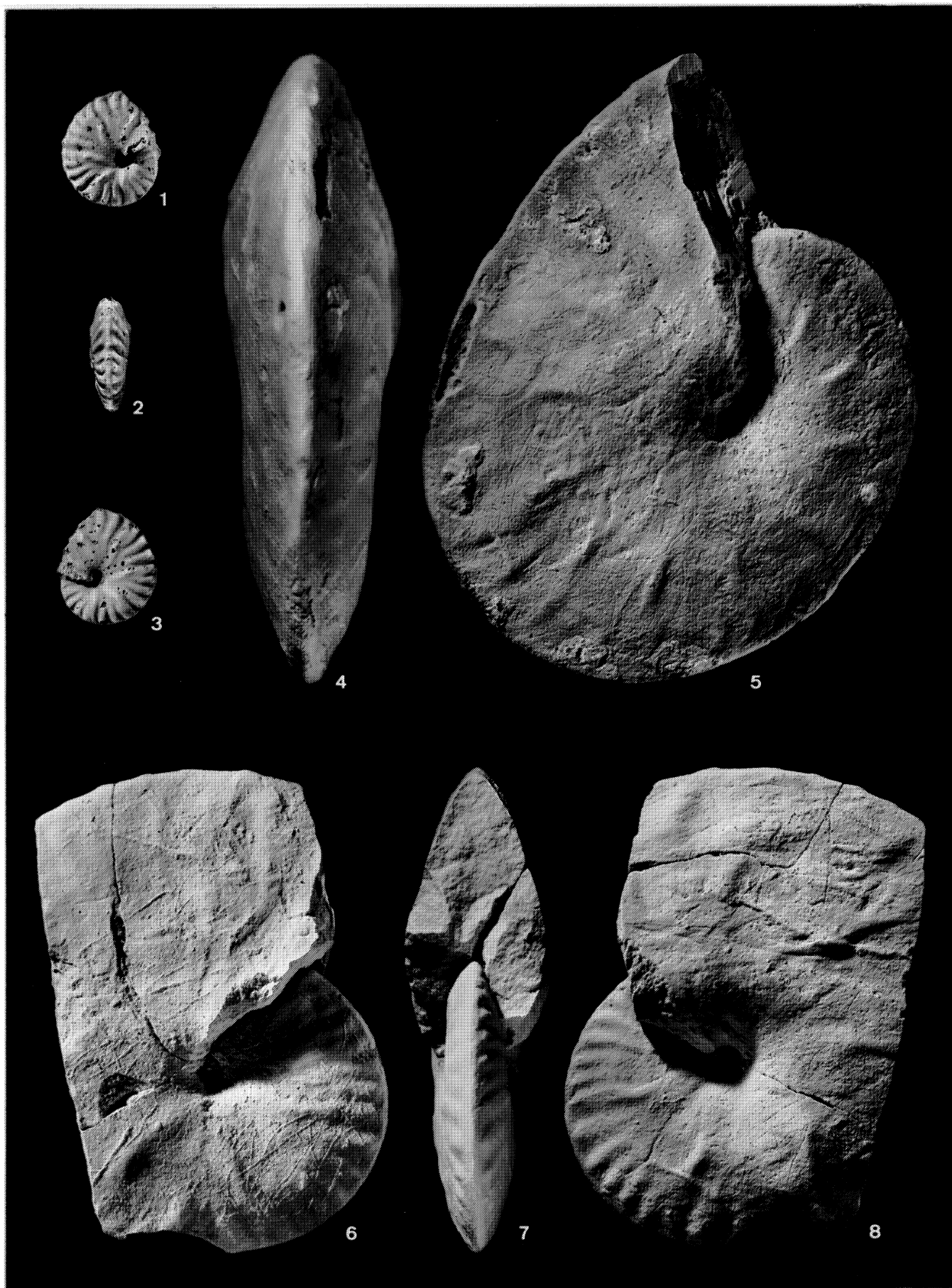


Planche 7

- Fig. 1, 2 – *Discoidellia couratieri* VERMEULEN, 1995, spécimen n° 414800, **holotype**, banc n° 50/044, coupe n° 044, ravin de Savoye, Chamateuil près Castellane, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 3, 4, 5 – *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860), spécimen n° 414978, La Querola près Cocentaina, Espagne. x 1
- Fig. 6 – *Discoidellia couratieri* VERMEULEN, 1995, spécimen n° 414799, **hypotype**, Arpavon, Drôme. x 2
- Fig. 7 – *Discoidellia* gr. *favrei* (OOSTER, 1860), spécimen n° 414561, banc n° 66a/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 8, 9 – *Discoidellia* cf. *couratieri* VERMEULEN, 1995, spécimen n° 23530, banc n° 42, coupe du ravin de Mal Bouisset près Peyroules, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 10 – *Discoidellia* cf. *favrei* (OOSTER, 1860), moulage n° M50 du spécimen n° 5402, Angles, Alpes de Haute-Provence. x 2

Spécimen n° 23530 : collection G. Autran ; les autres spécimens et le moulage n° M50 : collection J. Vermeulen.
Le spécimen n° 5402 est de la collection d'Orbigny.

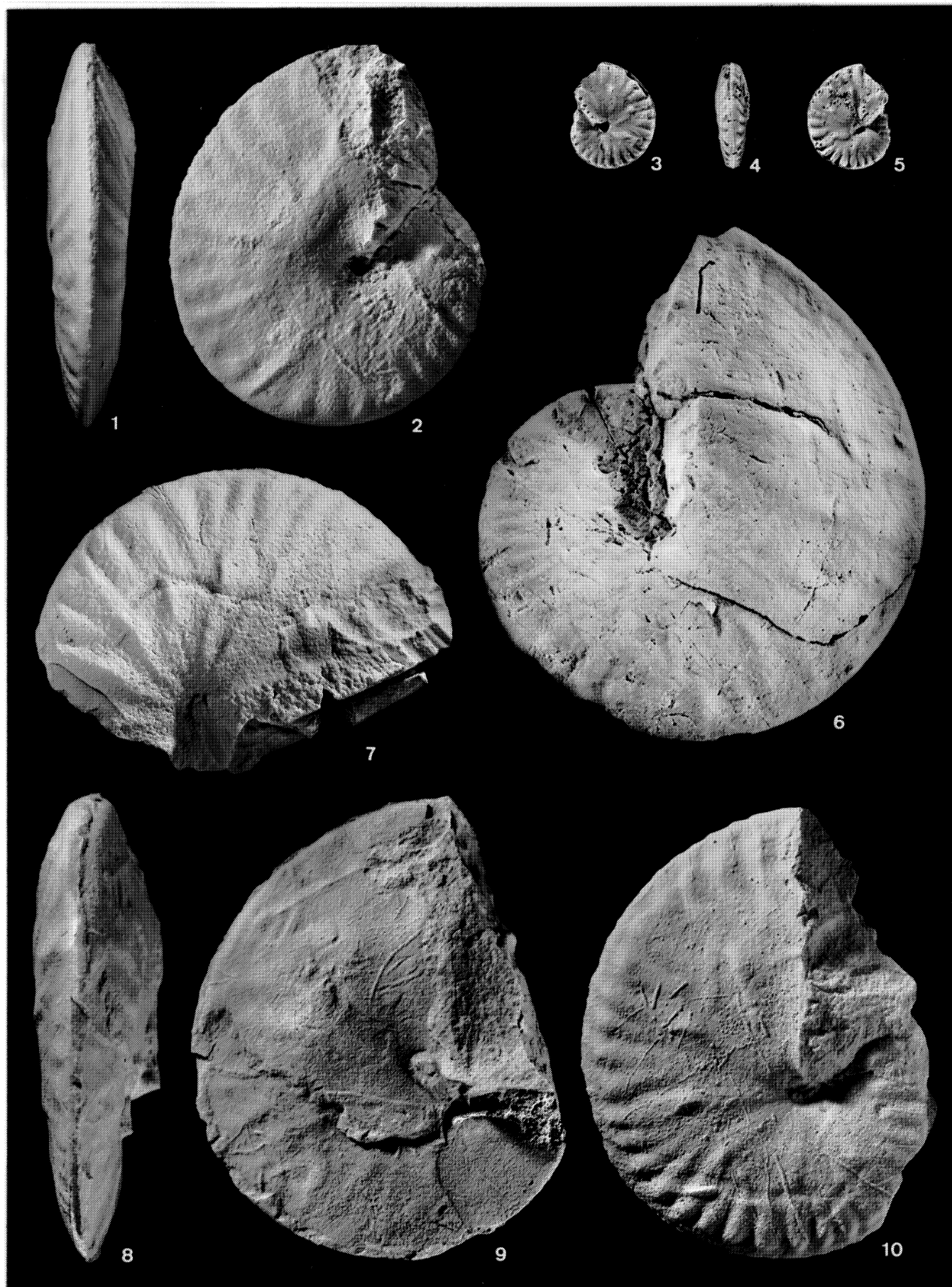


Planche 8

- Fig. 1, 2, 3, 4 – *Discoidellia gabyi* sp. nov., spécimen n° 414803, **holotype**, banc n° 16/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. **x 2**
- Fig. 5 – *Discoidellia cocentainensis* sp. nov., spécimen n° 414776, **paratype**, base des marnes grises, au-dessus des bancs à *Pseudothurmannia*, La Querola près Cocentaina, Province d'Alicante, Espagne. **x 11,1** environ.
- Fig. 6, 7, 8 – *Discoidellia cocentainensis* sp. nov., spécimen n° 414774, **holotype**, base des marnes grises, au-dessus des bancs à *Pseudothurmannia*, La Querola près Cocentaina, Province d'Alicante, Espagne. **x 2**
- Fig. 9, 10, 11 – *Discoidellia cocentainensis* sp. nov., spécimen n° 414775, **paratype**, base des marnes grises, au-dessus des bancs à *Pseudothurmannia*, La Querola près Cocentaina, Province d'Alicante, Espagne. **x 2**
- Fig. 12 – *Discoidellia cocentainensis* sp. nov., spécimen n° 414777, **paratype**, base des marnes grises, au-dessus des bancs à *Pseudothurmannia*, La Querola près Cocentaina, Province d'Alicante, Espagne. **x 2**

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.

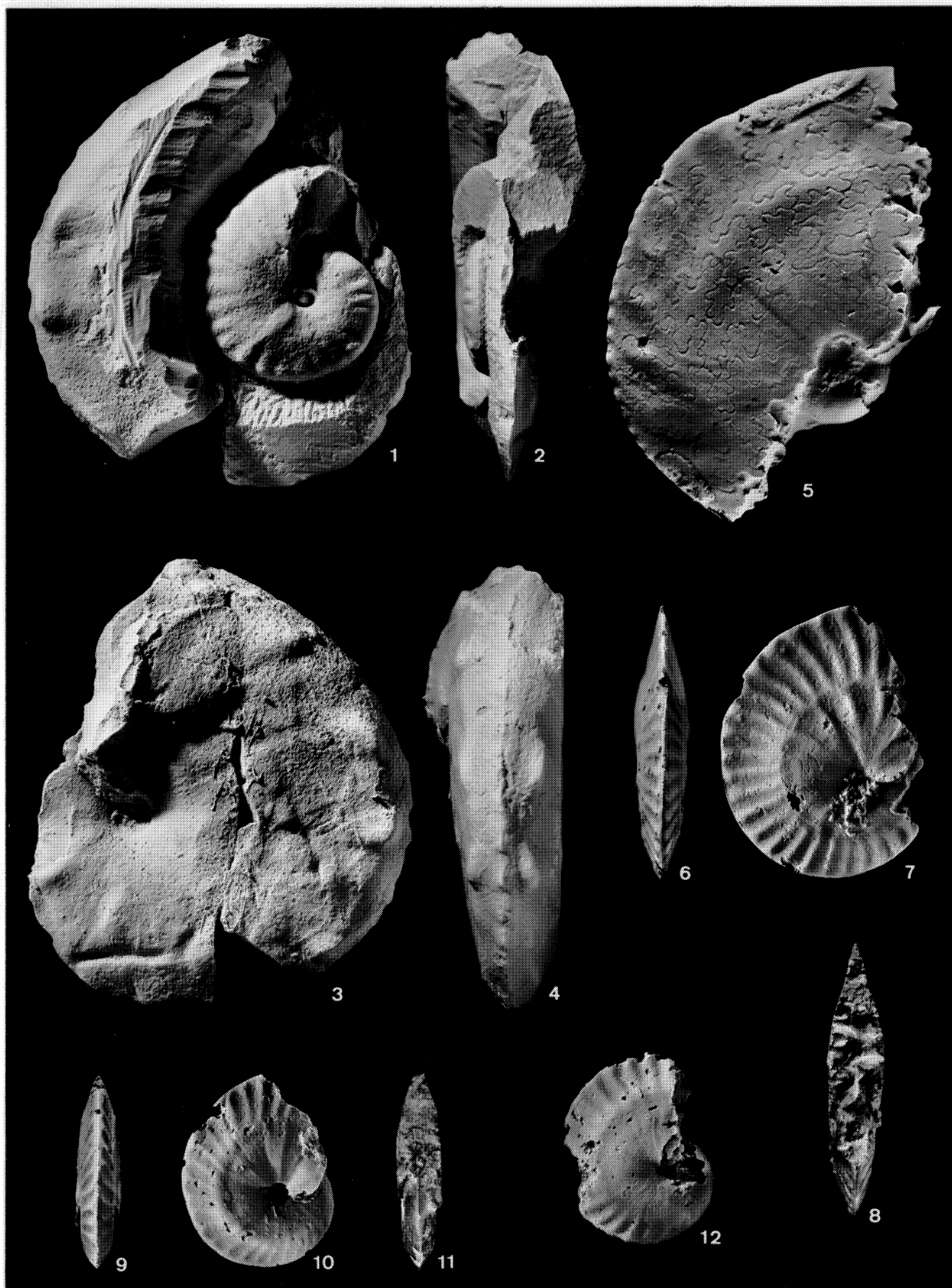


Planche 9

- Fig. 1, 2 – *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860), spécimen n° 414802, banc n° 223/042, coupe n° 042, ravin de Valbonnette près Barrême, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 3, 4, 5 – *Discoidellia mariolae* (NICKLÈS, 1890), spécimen n° 414081, **néotype**, banc n° 90/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 6 – *Buergliceras apenninica* (CECCA, FARAONI & MARINI, 1998), spécimen n° 414656, banc n° 536/047, coupe n° 047, ravin de Descouère, La Baume près Castellane, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 7, 8 – *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860), spécimen n° 414560, banc n° 89/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. x 2

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.

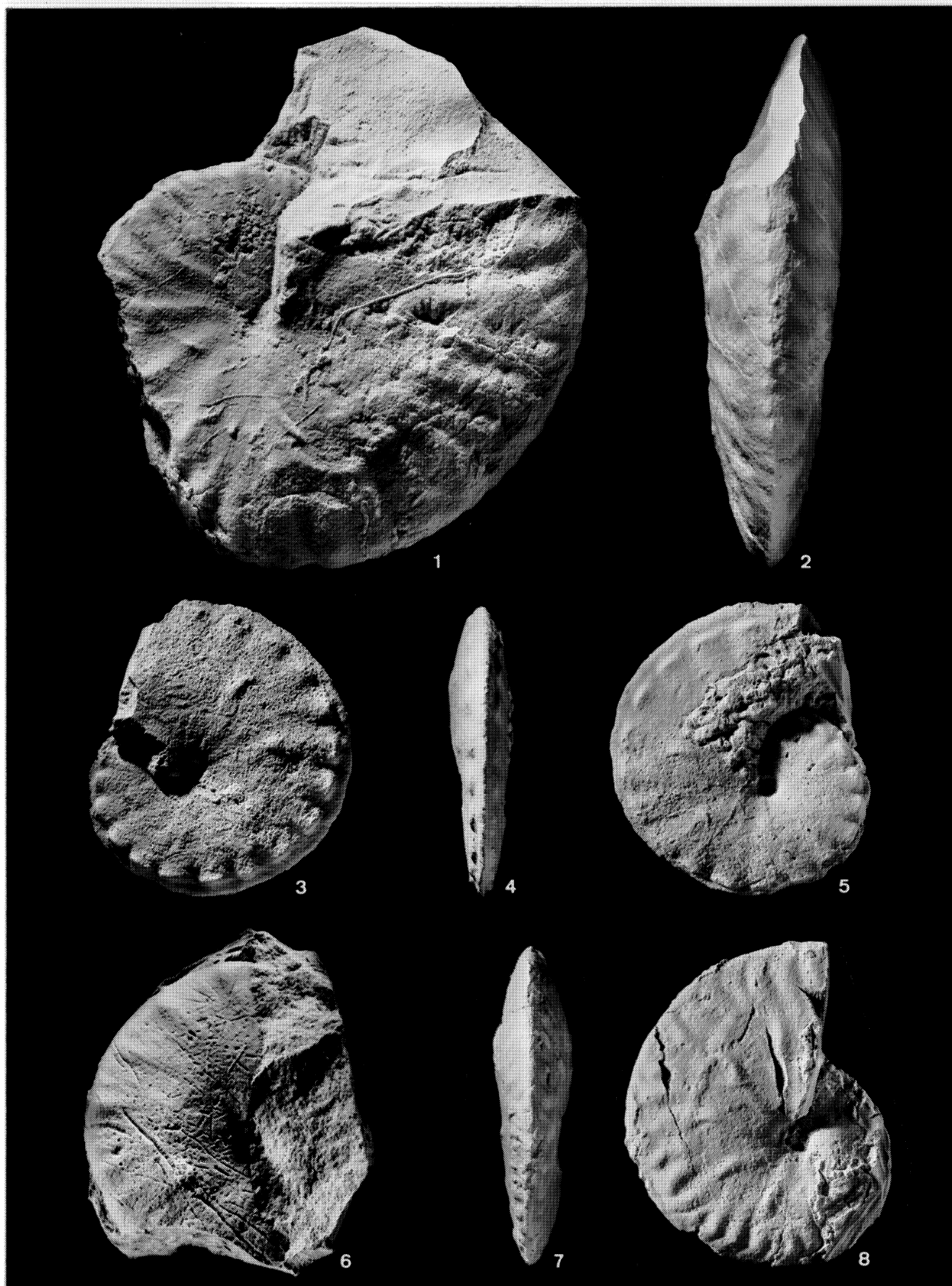


Planche 10

- Fig. 1 – *Discoidellia* sp. indéterminé, fragment de tour d'adulte, spécimen n° 415800, banc n° 62-1/041, stratotype du Barrémien, Angles, Alpes de Haute-Provence. x 1.
Coll. J. Vermeulen.
- Fig. 2, 3 – *Buergliceras* cf. *maxima* (BÜRGL, 1956), spécimen n° ID 3191, Leiva, Colombie. x 1,2.
Collection M. Breistroffer, Institut Dolomieu, Grenoble.
- Fig. 4 – *Subsaynella begudensis* THIEULOY & BULOT, 1992, Spécimen n° 414903, banc n° 33/049, coupe n° 049 entre le ruisseau de Clausson et le Collet des Boules près Peyroules, Alpes de Haute-Provence. x 2,26.
Coll. J. Vermeulen.

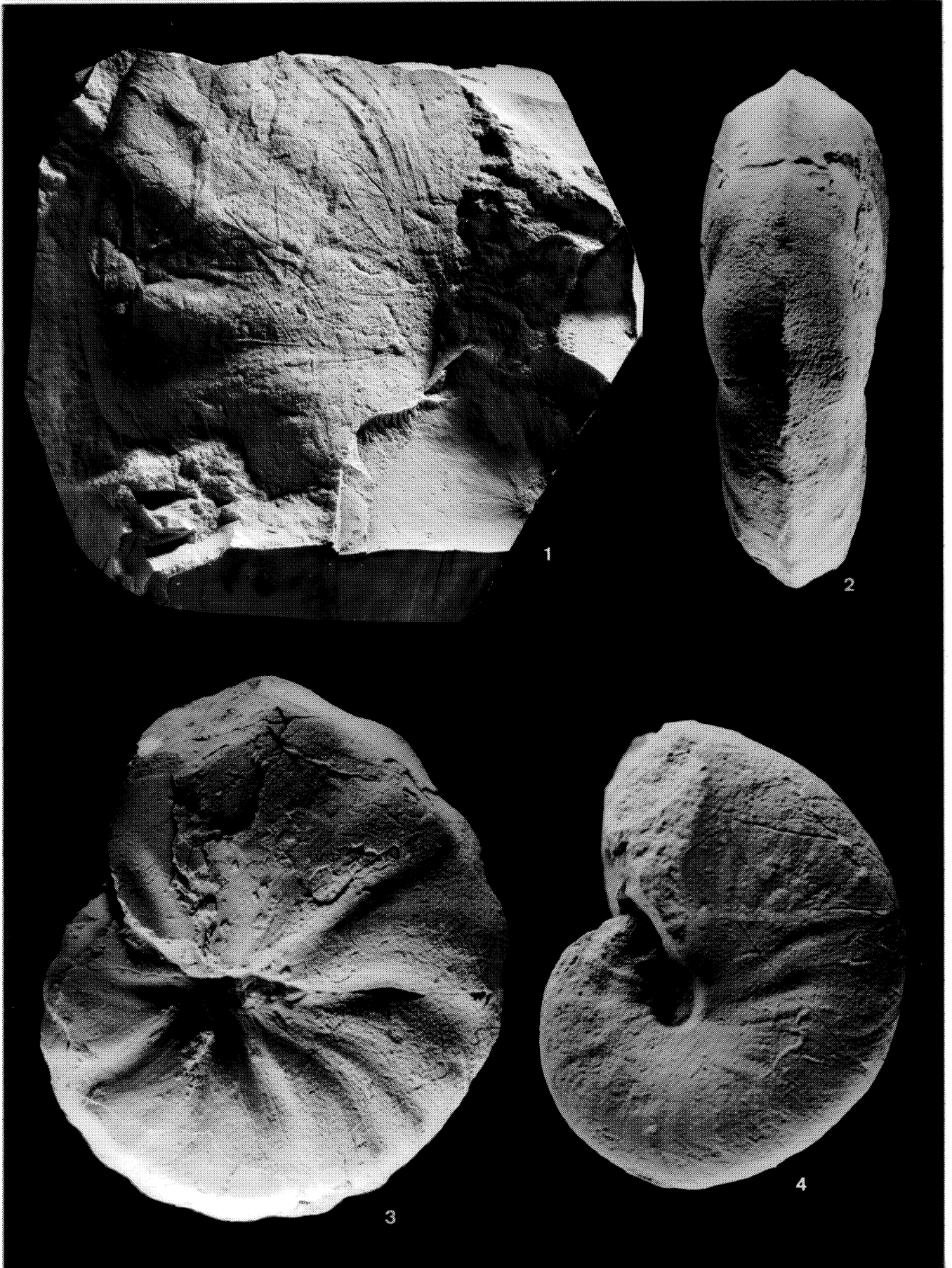


Planche 11

- Fig. 1, 2, 3 – *Buergliceras buergli* ETAYO-SERNA, 1968, moulage n° M108, Leiva, Colombie ; spécimen original : collection M. Breistroffer, Institut Dolomieu, Grenoble. x 2
- Fig. 4, 5 – *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860), spécimen n° 414767, niveaux à *Pseudothurmannia* pyriteux, La Querola près Cocentaina, Province d'Alicante, Espagne. x 1
- Fig. 6, 7, 8, 9 – *Discoidellia favrei* (OOSTER, 1860), spécimen n° 414790, **hypotype**, niveaux à *Pseudothurmannia* pyriteux, La Querola près Cocentaina, Province d'Alicante, Espagne. x 1

Tous les spécimens et le moulage n° M108 : collection J. Vermeulen.

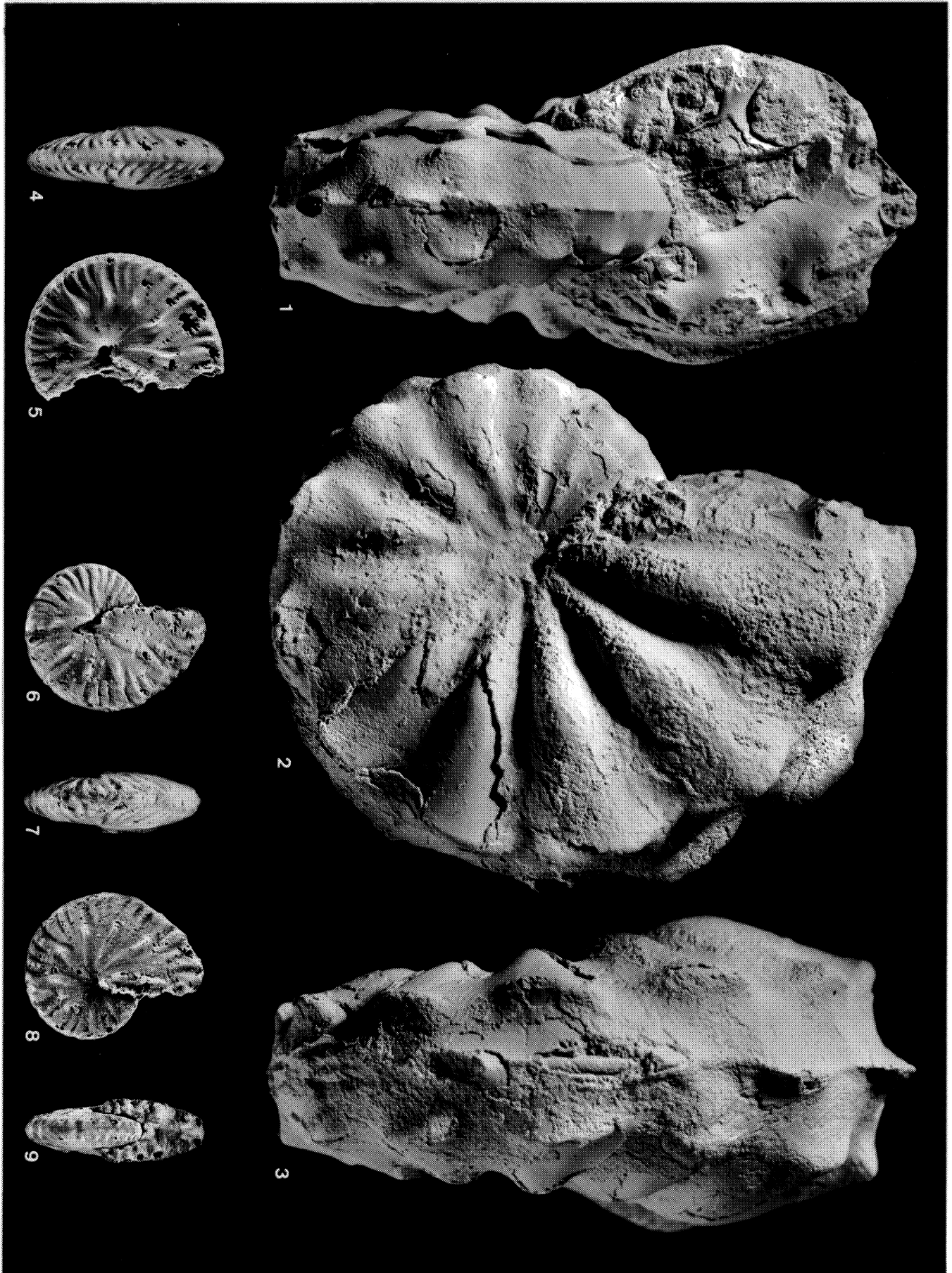


Planche 12

- Fig. 1, 2, 3 – *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880), spécimen n° A38-5, **hypotype**, Zone à *Psilotissotia mazuca*, La Querola près Cocentaina, Province d'Alicante, Espagne. x 2
- Fig. 4, 5 – *Psilotissotia* sp., spécimen n° 414985, banc n° 75/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 6, 7 – *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880), spécimen n° 414798 (ex 14700), **hypotype**, Horizon à *Psilotissotia mazuca*, La Querola près Cocentaina, Province d'Alicante, Espagne. x 2
- Fig. 8, 9, 10 – *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880), spécimen **détruit par oxydation**, Horizon à *Psilotissotia mazuca*, La Querola près Cocentaina, Province d'Alicante, Espagne. x 2
- Fig. 11, 12 – *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880), spécimen n° 414652, **lectotype**, banc n° 76/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 13, 14 – *Psilotissotia* aff. *mazuca* (COQUAND, 1880), spécimen n° 414986, banc n° 78/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 15 – *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880), spécimen n° 414654, banc n° 76/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 16, 17 – *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880), spécimen n° 414653, banc n° 76/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 18, 19 – *Psilotissotia mazuca* (COQUAND, 1880), spécimen n° 414650, Chapelle Saint-Christophe près Brovès, Var. x 2

Spécimen n° A38-5 : Centre commun des collections de géologie de l'Université Claude Bernard, Lyon I,
ex collection C.E.R.P.A.B.
Les autres spécimens : collection J. Vermeulen.



Planche 13

- Fig. 1, 2, 3, 4 – *Psilotissotia colombiana* (D'ORBIGNY, 1842), spécimen n° 414044, **hypotype**, banc n° 121b/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 5, 6, 7 – *Psilotissotia colombiana* (D'ORBIGNY, 1842), spécimen n° 414080, **néotype**, Horizon à *Psilotissotia colombiana*, banc n° 89/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 8 – *Psilotissotia colombiana* (D'ORBIGNY, 1842), spécimen n° 414046, **hypotype**, banc n° 121b/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 9, 10, 11 – *Psilotissotia colombiana* (D'ORBIGNY, 1842), spécimen n° 414045, banc n° 121b/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 12, 13 – *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894), spécimen n° 414664, **hypotype**, ruisseau des Condamines près Comps-sur-Artuby, Var. x 2

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.

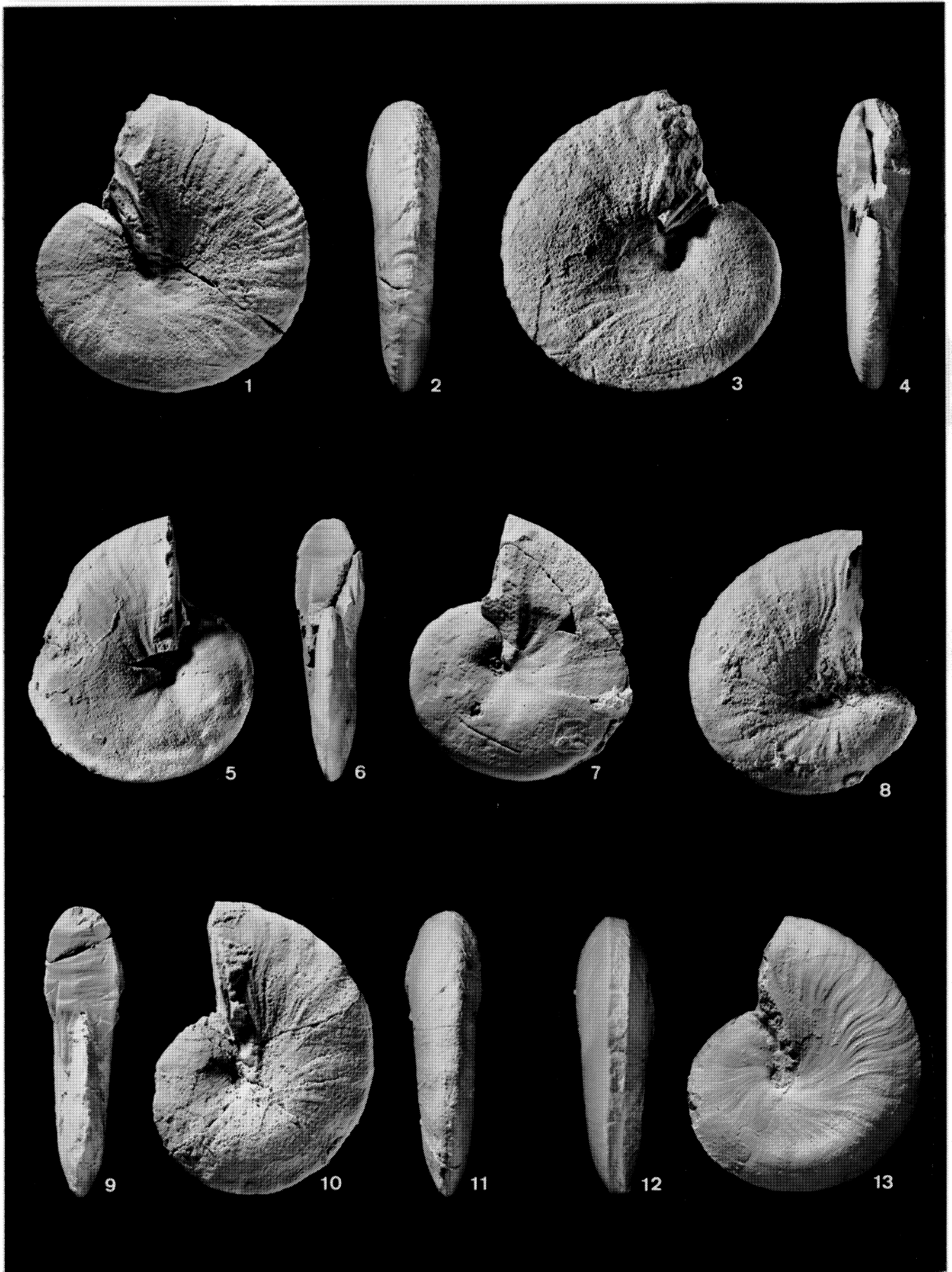


Planche 14

- Fig. 1, 2 – *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894), spécimen n° 414038, banc n° 134c/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 3, 4 – *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894), spécimen n° 414945, La Querola près Cocentaina, Province d'Alicante, Espagne. x 2
- Fig. 5, 6, 7 – *Subpulchellia argoti* VERMEULEN, 1998, spécimen n° 414691, **holotype**, gisement n° 833, ruisseau des Condamines près Comps-sur-Artuby, Var. x 2
- Fig. 8, 9, 10, 11 – *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894), spécimen n° 414665, **hypotype**, banc n° 134c/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.

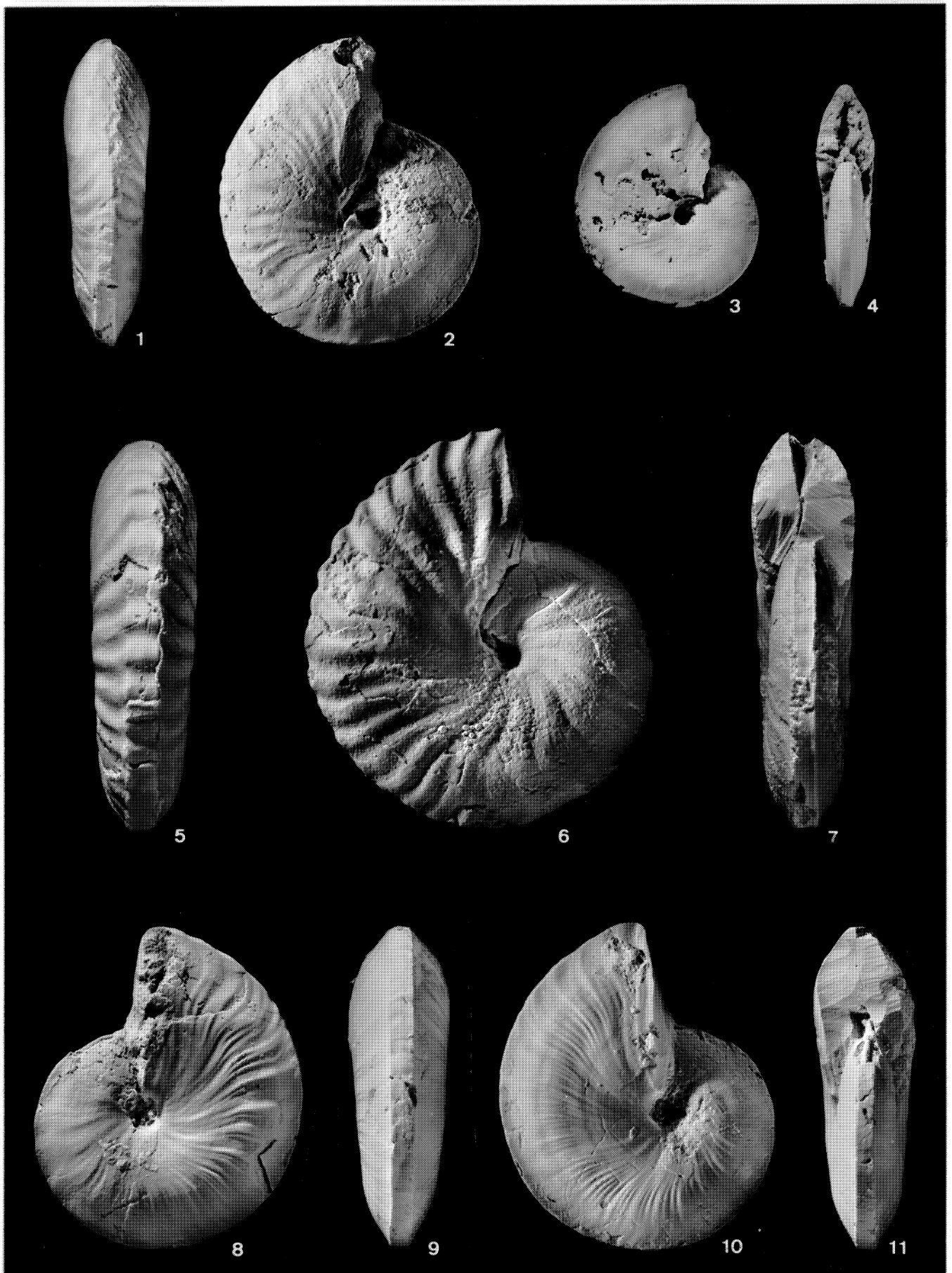


Planche 15

- Fig. 1, 2, 3 – *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894), moulage n° M112 (ex M612) du lectotype de *Subpulchellia castellanensis* Hyatt, 1903, figuré par A. Hyatt (1903), Pl. XVII, fig. 1–5, environs de Castellane, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 4, 5 – *Arnaudiella bertrandi* (NICKLÈS, 1894), ex spécimen n°14773 (**détruit par oxydation**), horizon local à *Arnaudiella bertrandi*, La Querola près Cocentaina, Province d'Alicante, Espagne. x 2
- Fig. 6, 7, 8, 9 – *Arnaudiella anglesense* VERMEULEN, 1995, spécimen n° 414651, **holotype**, banc n° 76/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 10, 11 – *Subpulchellia oehlerti* (NICKLÈS, 1894), spécimen n° 414660, banc n° 97b/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 12, 13 – *Arnaudiella bertrandi* (NICKLÈS, 1894), spécimen n° 414778, horizon local à *Arnaudiella bertrandi*, La Querola près Cocentaina, Province d'Alicante, Espagne. x 2
- Fig. 14, 15 – *Arnaudiella bertrandi* (NICKLÈS, 1894), spécimen n° 414779 (ex 14779), **hypotype**, horizon local à *Arnaudiella bertrandi*, La Querola près Cocentaina, Province d'Alicante, Espagne. x 2
- Fig. 16, 17 – *Arnaudiella* aff. *bertrandi* (NICKLÈS, 1894), spécimen n° 414994, banc n° 76/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. x 2

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.

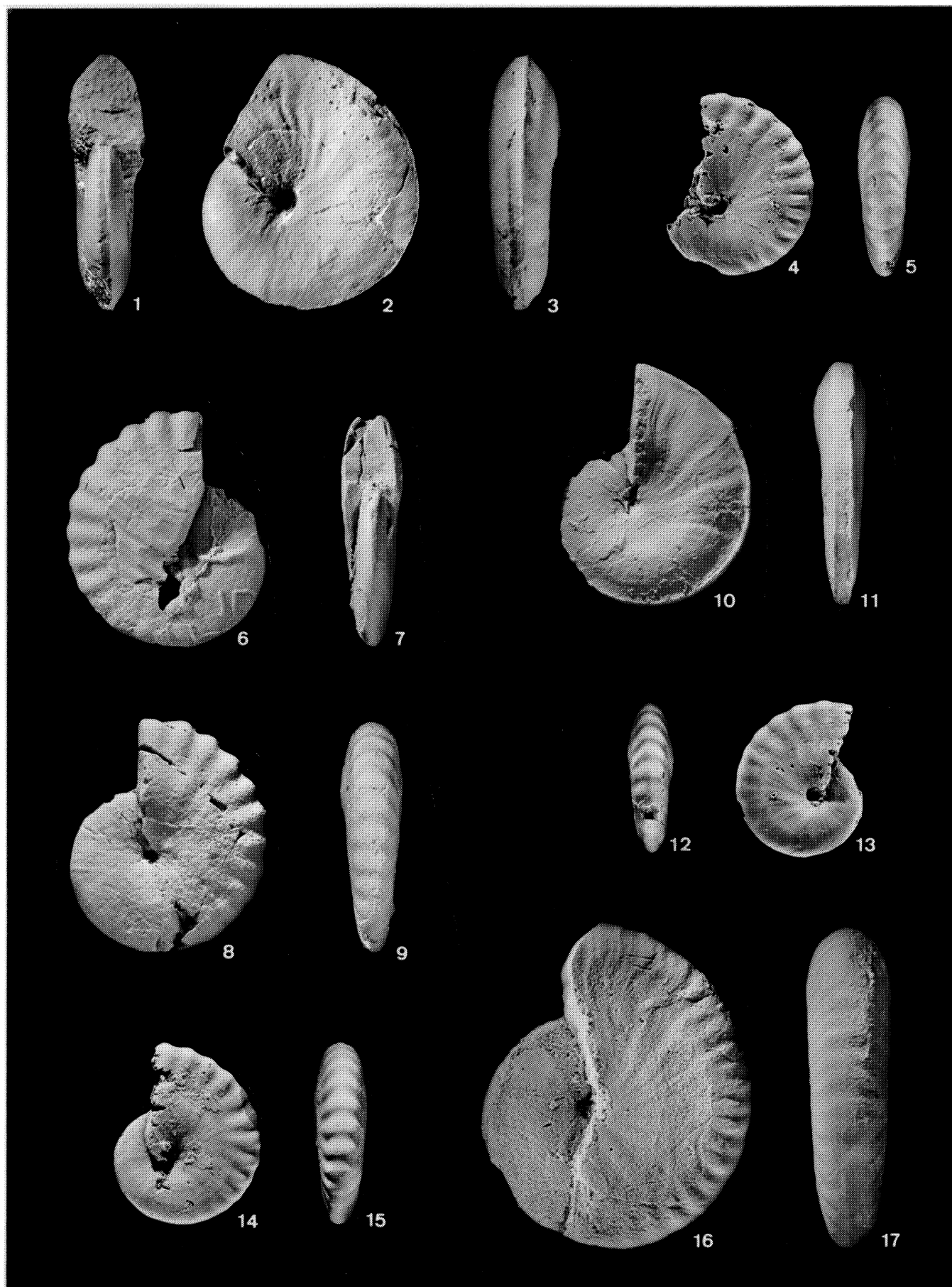


Planche 16

- Fig. 1, 2, 3 – *Arnaudiella bertrandi* (NICKLÈS, 1894), **ex spécimen n° 14771, détruit par oxydation**, horizon local à *Arnaudiella bertrandi*, La Querola près Cocentaina, Province d'Alicante, Espagne. x 2
- Fig. 4, 5 – *Arnaudiella bertrandi* (NICKLÈS, 1894), spécimen n° 414782, horizon local à *Arnaudiella bertrandi*, La Querola près Cocentaina, Province d'Alicante, Espagne. x 2
- Fig. 6, 7 – *Arnaudiella bertrandi* (NICKLÈS, 1894), spécimen n° 414965, **hypotype**, horizon local à *Arnaudiella bertrandi*, La Querola près Cocentaina, Province d'Alicante, Espagne. x 2
- Fig. 8, 9, 10 – *Arnaudiella bertrandi* (NICKLÈS, 1894), spécimen n° 414780, **hypotype**, horizon local à *Arnaudiella bertrandi*, La Querola près Cocentaina, Province d'Alicante, Espagne. x 2
- Fig. 11, 12, 13 – *Arnaudiella schlumbergeri* (NICKLÈS, 1894), spécimen n° 414034, banc n° 96/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 14, 15 – *Arnaudiella* cf. *wiedmanni* VERMEULEN, 1998, spécimen n° 414031, banc n° 95/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 16, 17, 18 – *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903), spécimen n° 414741, La Graou près Trigance, Var. x 2

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.

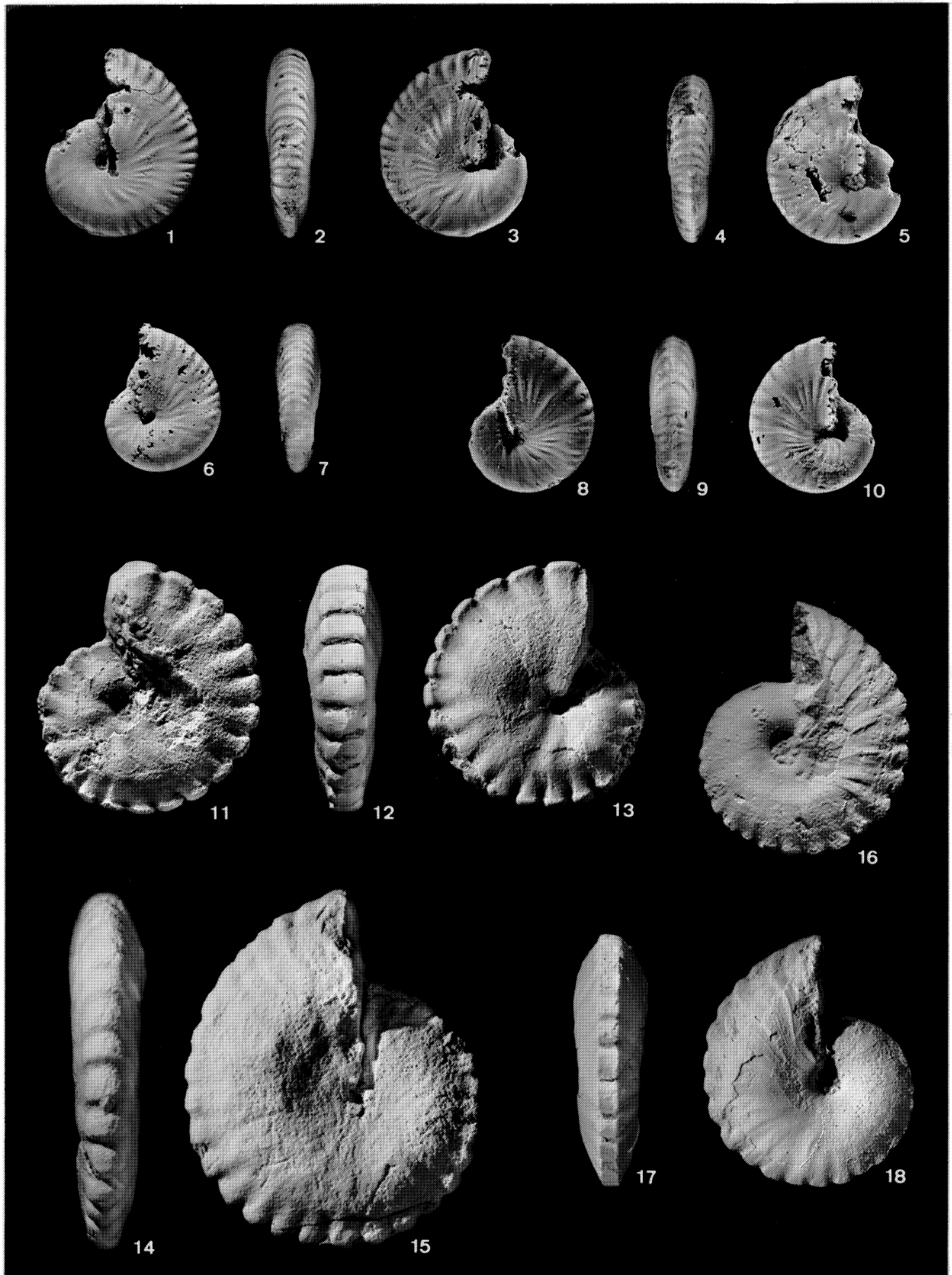


Planche 17

- Fig. 1, 2, 3, 4 – *Arnaudiella schlumbergeri* (NICKLÈS, 1894), spécimen n° 414061, **néotype**, banc n° 96/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 5, 6, 7 – *Arnaudiella wiedmanni* VERMEULEN, 1998, spécimen n° 414047, **holotype**, banc n° 121b/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 8 – *Arnaudiella* sp. et *Avramidiscus kiliani* (PAQUIER, 1900), spécimen n° 414028, banc n° 95/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 9, 10 – *Arnaudiella* aff. *wiedmanni* VERMEULEN, 1998, spécimen n° 414027, banc n° 95/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 11, 12, 13 – *Arnaudiella schlumbergeri* (NICKLÈS, 1894), spécimen n° 414035, banc n° 96/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. x 2

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.

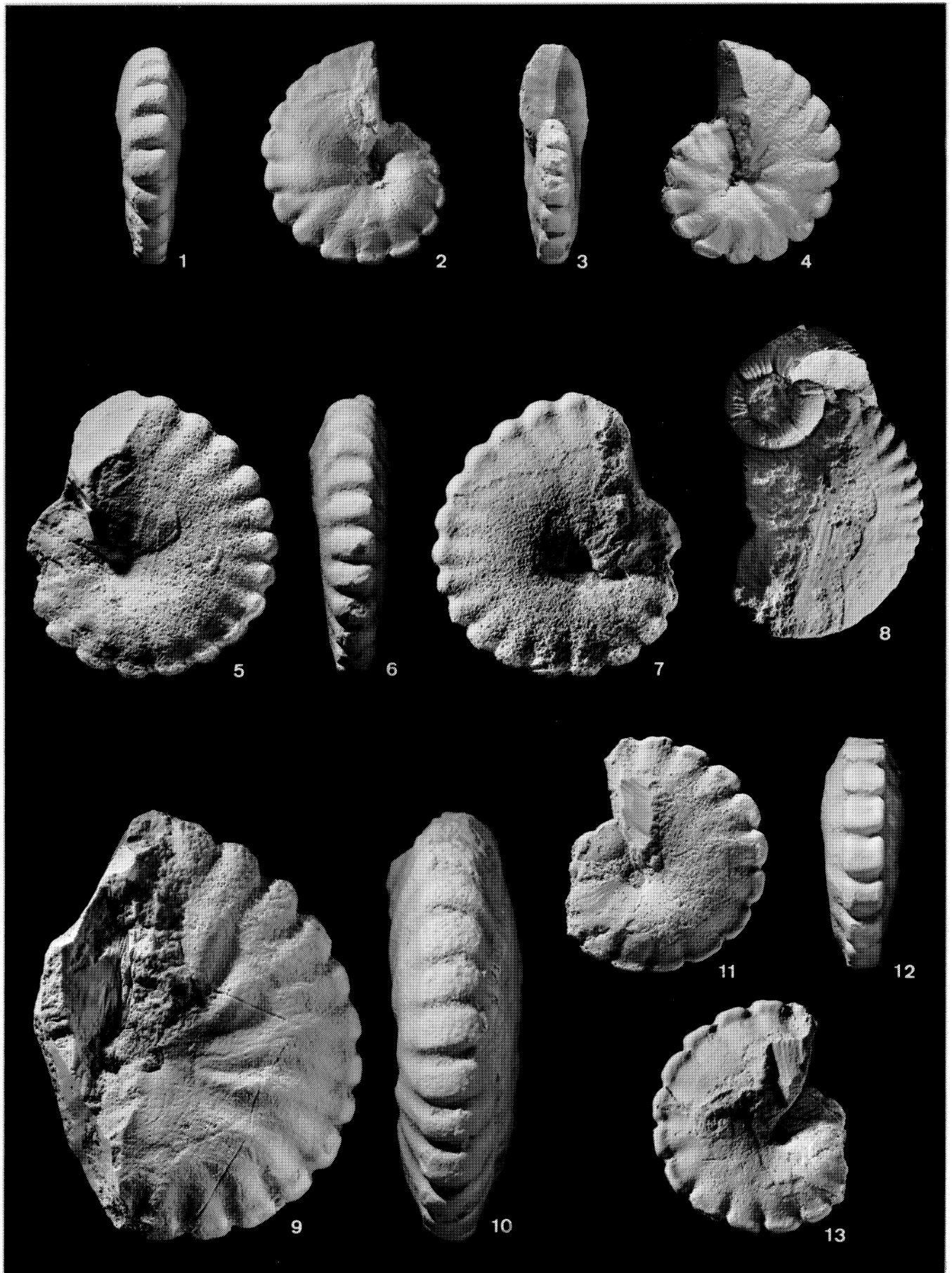


Planche 18

- Fig. 1, 2, 3 – *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903), spécimen n° 414935, **néotype**, La Querola près Cocentaina, Province d'Alicante, Espagne. x 2
- Fig. 4, 5, 6 – *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903), spécimen n° 414932, La Querola près Cocentaina, Province d'Alicante, Espagne. x 2
- Fig. 7, 8, 9 – *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903), spécimen n° 414026, ruisseau des Condamines près Comps-sur-Artuby, Var. x 2
- Fig. 10, 11, 12, 13 – *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903), spécimen n° 414029, banc n° 95/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 14, 15, 16 – *Kotetishvilia nicklesi* (HYATT, 1903), spécimen n° 414672, base de la Zone à *Nicklesia pulchella*, la Graou près Trigance, Var. x 2
- Fig. 17, 18, 19 – *Kotetishvilia* aff. *nicklesi* (HYATT, 1903), spécimen n° 414677, banc n° 134c/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.

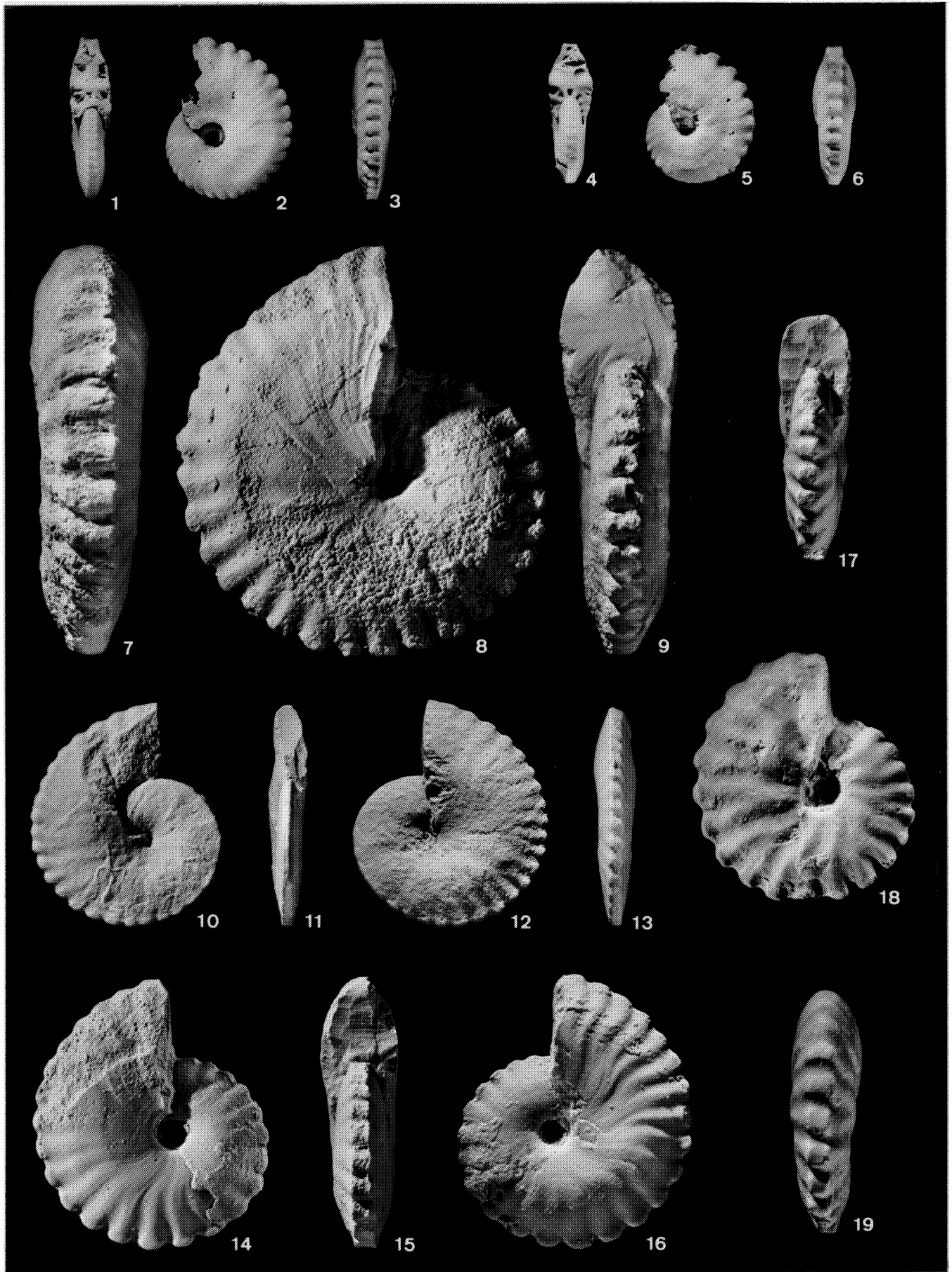


Planche 19

- Fig. 1, 2, 3 – *Kotetishvilia leroyi* VERMEULEN, 2001, spécimen n° 414024, **holotype**, Zone à *Nicklesia pulchella*, ruisseau des Condamines près Comps-sur-Artuby, Var. **x 2**
- Fig. 4, 5 – *Kotetishvilia* sp. nov. gr. *leroyi*, spécimen n° 414662, ruisseau des Condamines près Comps-sur-Artuby, Var. **x 2**
- Fig. 6, 7, 8 – *Kotetishvilia* aff. *nicklesi* (HYATT, 1903), spécimen n° 414934, La Querola près Cocentaina, Province d'Alicante, Espagne. **x 2**
- Fig. 9, 10 – *Kotetishvilia* sp. nov. indet., spécimen n° 414023, Zone à *Nicklesia pulchella*, ruisseau des Condamines près Comps-sur-Artuby, Var. **x 2**
- Fig. 11, 12 – *Kotetishvilia* sp. gr. *sauvageaui* (HERMITE, 1879), spécimen n° 414025, banc n° 149/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. **x 2**

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.



Planche 20

- Fig. 1, 2, 3 – *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414040, banc n° 135/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 4, 5, 6 – *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 5388-1 (14977), **holotype**, Robion, Alpes de Haute-Provence. x 1
- Fig. 7, 8, 9 – *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414017, **hypotype**, banc n° 116/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 10, 11, 12 – *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414041, banc n° 135/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2

Spécimen n° 5388-1 (14977) : collection A. d'Orbigny (ex coll. Duval), Muséum d'Histoire Naturelle de Paris.
Les autres spécimens : collection J. Vermeulen.

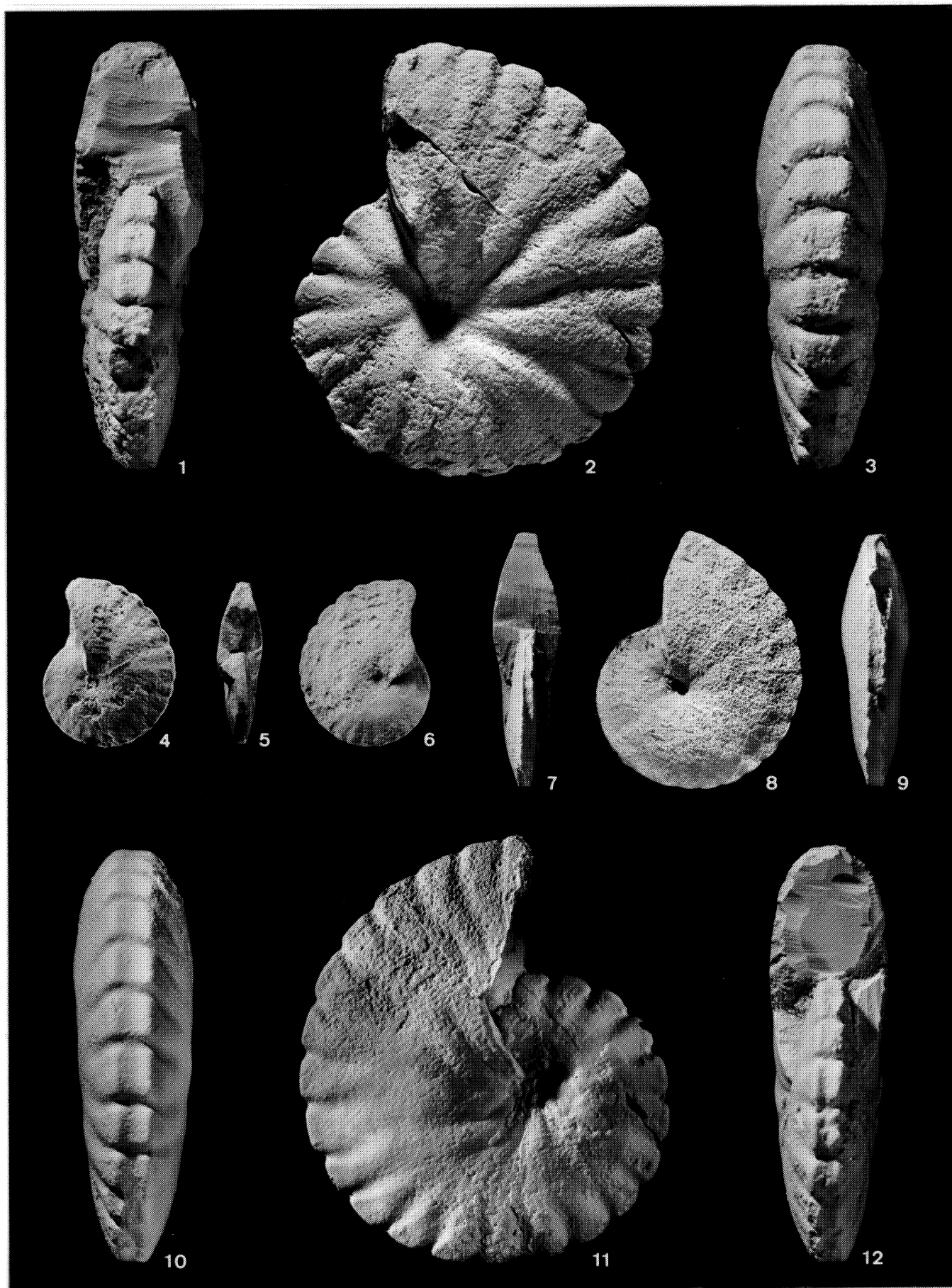


Planche 21

- Fig. 1, 2, 3, 4 – *Kotetishvia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414014, **hypotype**, banc n° 135/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. **x 2**
- Fig. 5, 6, 7 – *Kotetishvia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414048, **hypotype**, banc n° 135/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. **x 2**
- Fig. 8, 9, 10, 11 – *Kotetishvia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414013, **hypotype**, banc n° 135/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. **x 2**

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.

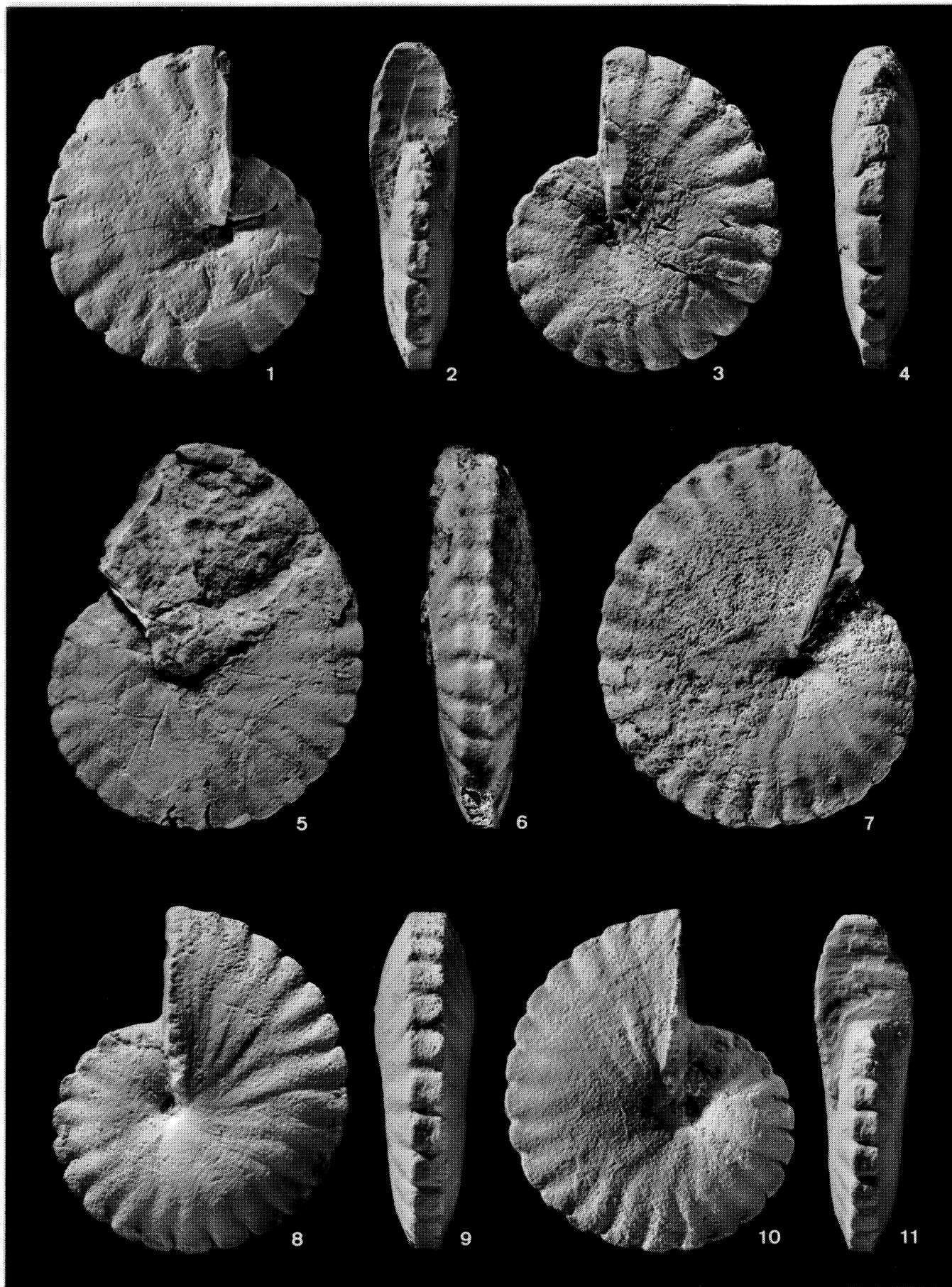


Planche 22

- Fig. 1, 2, 3 – *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 4140116, banc n° 135/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 1
- Fig. 4, 5 – *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414015, banc n° 116/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 6, 7 – *Kotetishvilia compressissima* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414016, **hypotype**, banc n° 116/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 8, 9, 10 – *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890), spécimen n° 414011, banc n° 18/062, coupe n° 062, ravin de Saint-Martin, Bail près Escragnolles, Alpes-Maritimes. x 2

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.

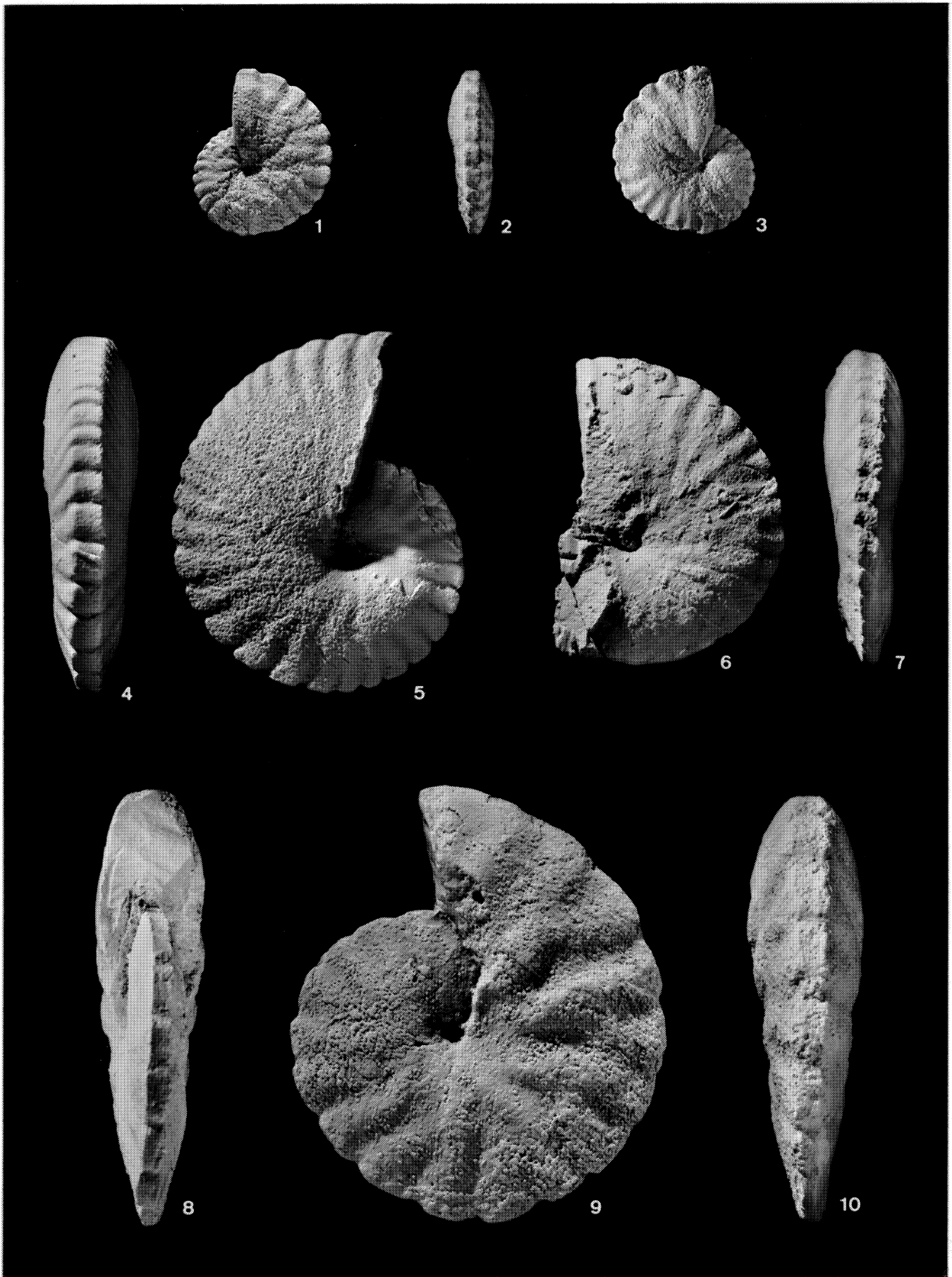


Planche 23

- Fig. 1 – *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890), spécimen n° 414155, banc n° 11/FONC, coupe de la Sierra de Foncalent près Alicante, Espagne. x 2
- Fig. 2, 3 – *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890), spécimen n° 414020, banc n° 142c/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 4 – *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890), spécimen n° 414090, banc n° 140/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 5, 6, 7 – *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890), spécimen n° 414659, **hypotype**, chapelle Saint-Christophe près Brovès, Var. x 2
- Fig. 8, 9 – *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890), spécimen n° 414019, banc n° 141/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.



Planche 24

Fig. 1, 2, 3 – *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890), spécimen n° 414030, Ruisseau des Condamines près Comps-sur-Artuby, Var.

Collection J. Vermeulen. x 2.



Planche 25

- Fig. 1, 2 – *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890), spécimen n° 414049, **hypotype**, banc n° 141/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 3, 4 – *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890), spécimen n° 414037, **hypotype**, banc n° 142a/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 5, 6, 7 – *Kotetishvilia changarnieri* (SAYN, 1890), spécimen n° 414018, **hypotype**, banc n° 141/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.



Planche 26

- Fig. 1, 2, 3, 4 – *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962), spécimen n° 414012, **hypotype**, banc n° 18/062, coupe n° 062, ravin de Saint-Martin, Bail près Escragnolles, Alpes-Maritimes. **x 2**
- Fig. 5, 6 – *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962), spécimen n° 414301, ex holotype de *Kotetishvilia ewaldi*, banc n° 141/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. **x 2**
- Fig. 7, 8 – *Kotetishvilia armenica* (AKOPIAN, 1962), spécimen n° 414747, banc n° 142c/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. **x 2**
- Fig. 9, 10 – *Kotetishvilia* cf. *armenica* (AKOPIAN, 1962), spécimen n° 414757, Chapelle Saint-Christophe près Brovès, Var. **x 2**
- Fig. 11, 12 – *Kotetishvilia* cf. *armenica* (AKOPIAN, 1962), spécimen n° 414300, très proche de *Kotetishvilia sauvageai* (HERMITE, 1879), banc n° 141/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. **x 2**

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.

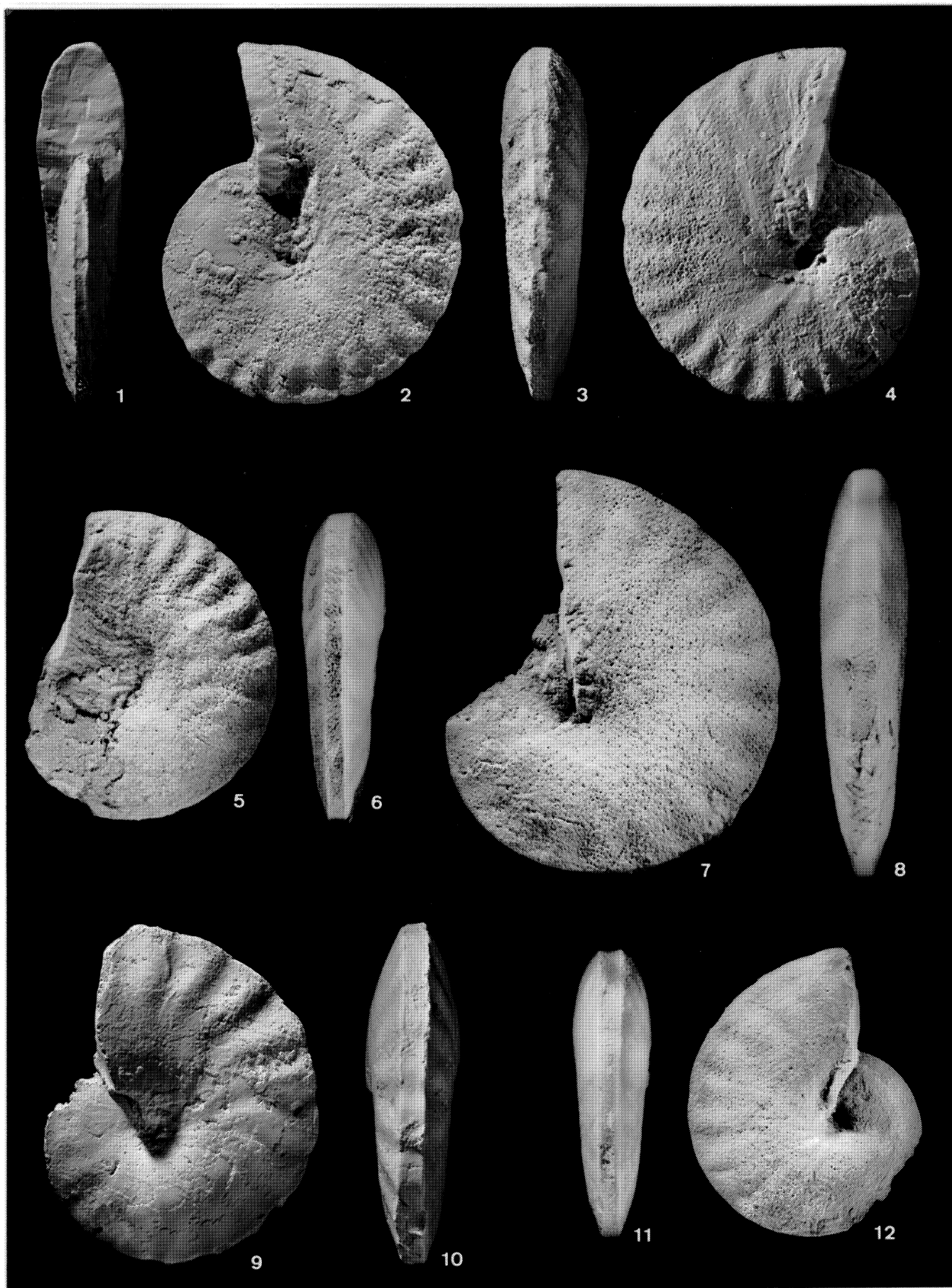


Planche 27

- Fig. 1, 2, 3, 4 – *Kotetishvilia sauvageai* (HERMITE, 1879), spécimen n° 414036, banc n° 142b/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 5, 6 – *Kotetishvilia sauvageai* (HERMITE, 1879), spécimen n° 414603, banc n° 142b/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 7, 8 – *Kotetishvilia sauvageai* (HERMITE, 1879), spécimen n° 414168, **néotype**, banc n° 150/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 9, 10, 11 – *Kotetishvilia sauvageai* (HERMITE, 1879), spécimen n° 414154, banc n° 12/FONC, coupe de la Sierra de Foncalent près Alicante, Espagne. x 2

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.



Planche 28

- Fig. 1 – *Kotetishvilia primitiva* sp. nov., spécimen n° 414281, **holotype**, banc n° 121 b/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 2, 3 – *Kotetishvilia sauvageaui* (HERMITE, 1879), spécimen n° 414021, banc n° 158b/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 4 – *Kotetishvilia brevicostata* (KOTETISHVILI, 1980), spécimen n° 414582, banc n° 69, coupe de la Sierra de Foncalent près Alicante, Espagne. x 2
- Fig. 5, 6, 7 – *Kotetishvilia* sp. gr. *sauvageaui* (HERMITE, 1879), spécimen n° A–19, ex collection C.E.R.P.A.B., Djebel Ouach, Algérie. x 2
- Fig. 8 – *Kotetishvilia brevicostata* (KOTETISHVILI, 1980), spécimen n° 414580, banc n° 69, coupe de la Sierra de Foncalent près Alicante, Espagne. x 2
- Fig. 9 – *Kotetishvilia brevicostata* (KOTETISHVILI, 1980), spécimen n° 414602, banc n° 69, coupe de la Sierra de Foncalent près Alicante, Espagne. x 2
- Fig. 10 – *Kotetishvilia brevicostata* (KOTETISHVILI, 1980), spécimen n° 414626, banc n° 161 a/041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. x 2

Spécimen n° A–19 : ex collection C.E.R.P.A.B.,
centre commun des collections de géologie de l'Université Claude Bernard, Lyon I.
Les autres spécimens : collection J. Vermeulen.

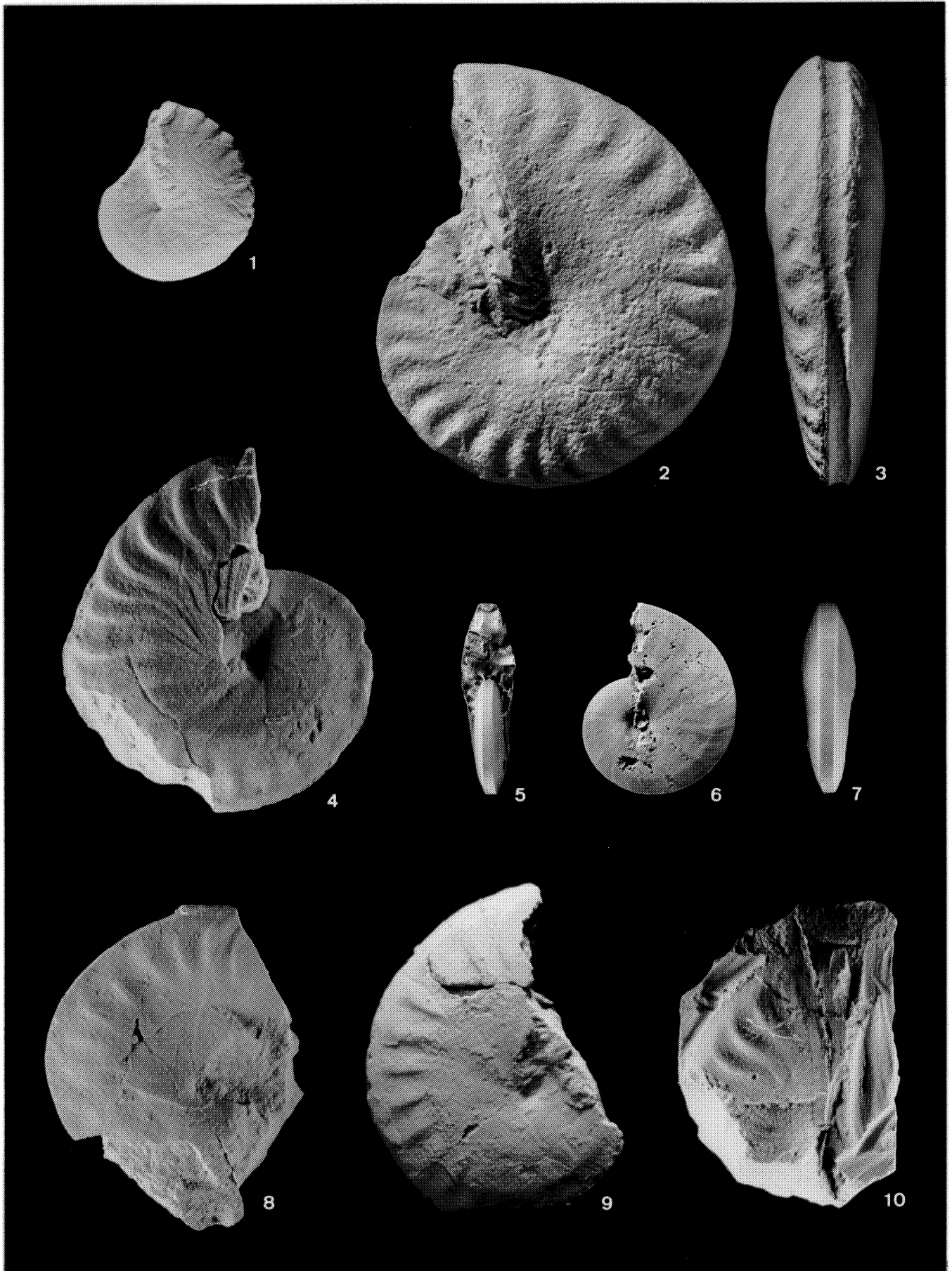


Planche 29

Fig. 1, 2 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414446, **hypotype**, banc n° 134c/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2

Fig. 3, 4 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414437, banc n° 134c/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2

Fig. 5, 6 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414369, banc n° 134c/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.



Planche 30

- Fig. 1, 2, 3, 4 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414385, **hypotype**, banc n° 134c/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 5, 6 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414429, banc n° 134c/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 7 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414375, banc n° 134b/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 8, 9 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414366, banc n° 134c/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 10, 11 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414384, **hypotype**, banc n° 134c/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.



Planche 31

- Fig. 1, 2 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414474, **hypotype**, banc n° 134c/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. Collection J. Vermeulen. **x 2**
- Fig. 3, 4 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414426, banc n° 134c/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. Collection J. Vermeulen. **x 2**



Planche 32

- Fig. 1, 2 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414493, **néotype**, banc n° 125/044, coupe n° 044, ravin de Savoye, Chamateuil près Castellane, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 3, 4 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414393, banc n° 134c/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 5, 6, 7, 8 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414455, **hypotype**, banc n° 134c/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 9, 10, 11 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414444, banc n° 134c/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen



Planche 33

- Fig. 1, 2, 3 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414387, banc n° 134c/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 4, 5 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414425, **hypotype**, banc n° 134c/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 6, 7 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414494, ruisseau des Condamines près Comps-sur-Artuby, Var. x 2
- Fig. 8, 9 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414424, banc n° 134c/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 10 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414406, banc n° 134c/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 1

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.



Planche 34

- Fig. 1, 2, 3, 4 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414497, **hypotype**, base de la Zone à *Nicklesia pulchella*, la Graou près Trigance, Var. Leg M. M. Vermeulen. x 2
- Fig. 5, 6, 7 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414418, banc n° 134c/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 8, 9 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414470, banc n° 134c/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 10, 11 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414495, **hypotype**, ruisseau des Condamines près Comps-sur-Artuby, Var. x 2

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.

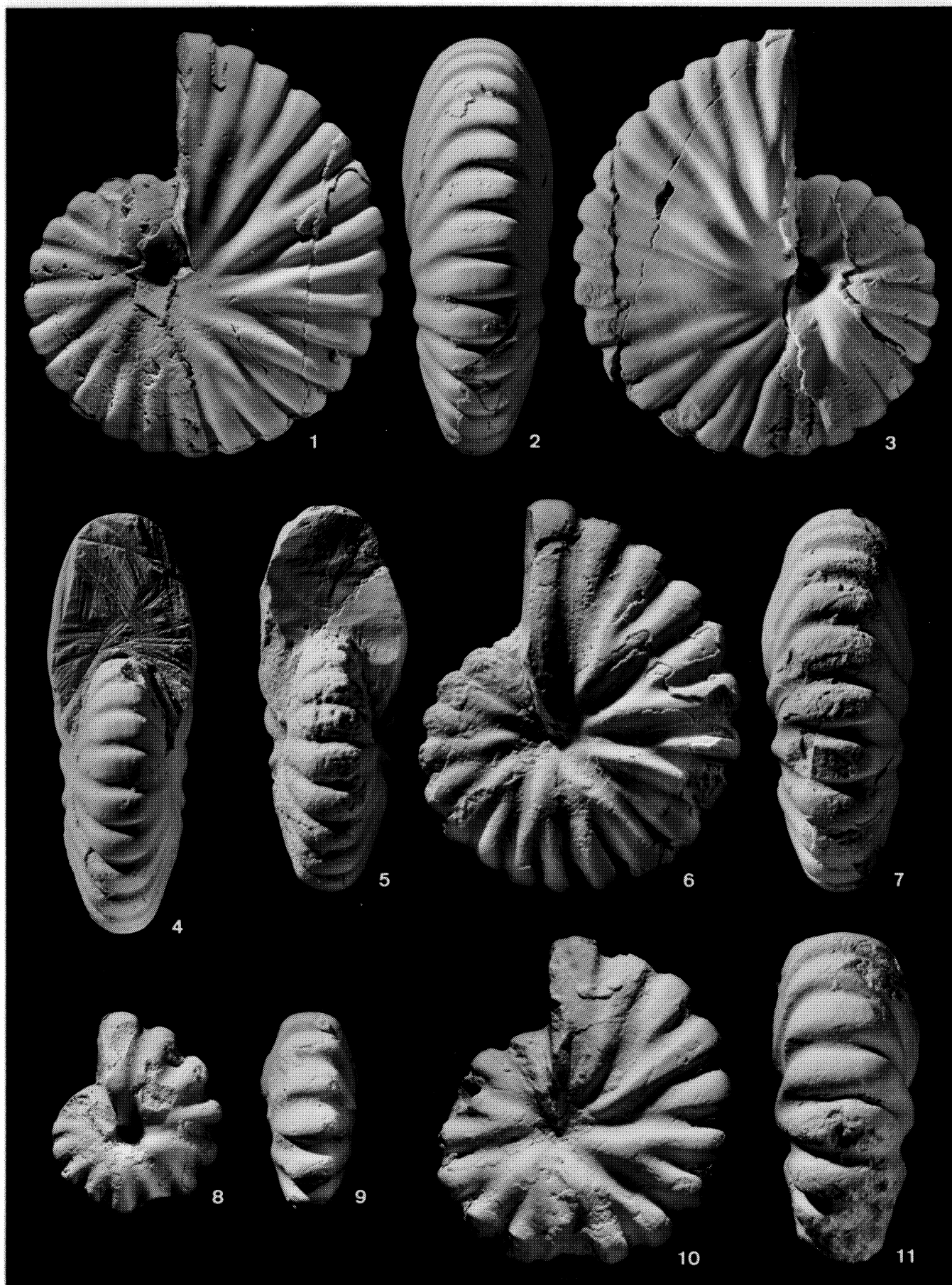


Planche 35

Fig. 1, 2 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414365, **hypotype**, banc n° 134c/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2

Fig. 3, 4 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414382, **hypotype**, banc n° 134c/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.



Planche 36

- Fig. 1 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414496, **hypotype**, banc n° 125/044, coupe n° 044, ravin de Savoye, Chamateuil près Castellane, Alpes de Haute-Provence. **x 2**
- Fig. 2, 3 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414145, morphotype tardif, banc n° 7/FONC, coupe de la Sierra de Foncalent près Alicante, Espagne. **x 2**
- Fig. 4, 5, 6 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414115, morphotype tardif, banc n° 135/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. **x 2**
- Fig. 7, 8 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414498, base de la Zone à *Nicklesia pulchella*, la Graou près Trigance, Var. **x 2**
- Fig. 9, 10 – *Nicklesia pulchella* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414146, morphotype tardif, banc n° 7/FONC, coupe de la Sierra de Foncalent près Alicante, Espagne. **x 2**

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.



Planche 37

- Fig. 1, 2, 3 – *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414114, **hypotype**, banc n° 136/831, Horizon à *Holcodiscus caillaudianus*, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 4, 5, 6, 7 – *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414110, ruisseau des Condamines près Comps-sur-Artuby, Var. x 2
- Fig. 8, 9, 10 – *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414100, **néotype**, banc n° 18/062, coupe n° 062, ravin de Saint-Martin, Bail près Escragnolles, Alpes-Maritimes. x 2

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.

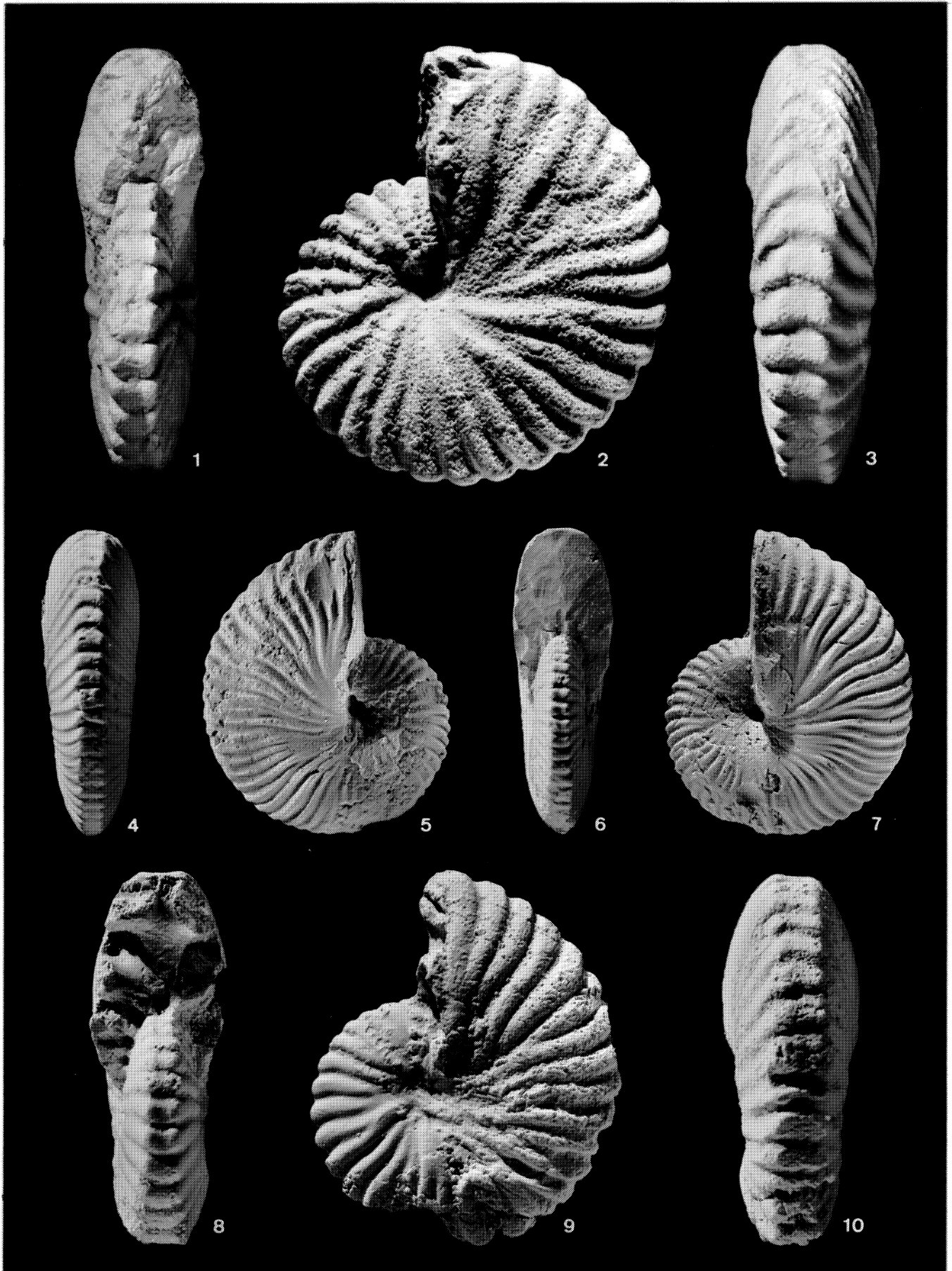


Planche 38

- Fig. 1, 2, 3 – *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414101, **hypotype**, banc n° 18/062, coupe n° 062, ravin de Saint-Martin, Bail près Escragnolles, Alpes-Maritimes. x 2
- Fig. 4, 5 – *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414106, banc n° 18/062, coupe n° 062, ravin de Saint-Martin, Bail près Escragnolles, Alpes-Maritimes. x 2
- Fig. 6, 7 – *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414102, banc n° 18/062, coupe n° 062, ravin de Saint-Martin, Bail près Escragnolles, Alpes-Maritimes. x 2
- Fig. 8, 9 – *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414109, **hypotype**, ruisseau des Condamines près Comps-sur-Artuby, Var. x 2
- Fig. 10, 11 – *Nicklesia didayana* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414108, banc n° 18/062, coupe n° 062, ravin de Saint-Martin, Bail près Escragnolles, Alpes-Maritimes. x 2

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.

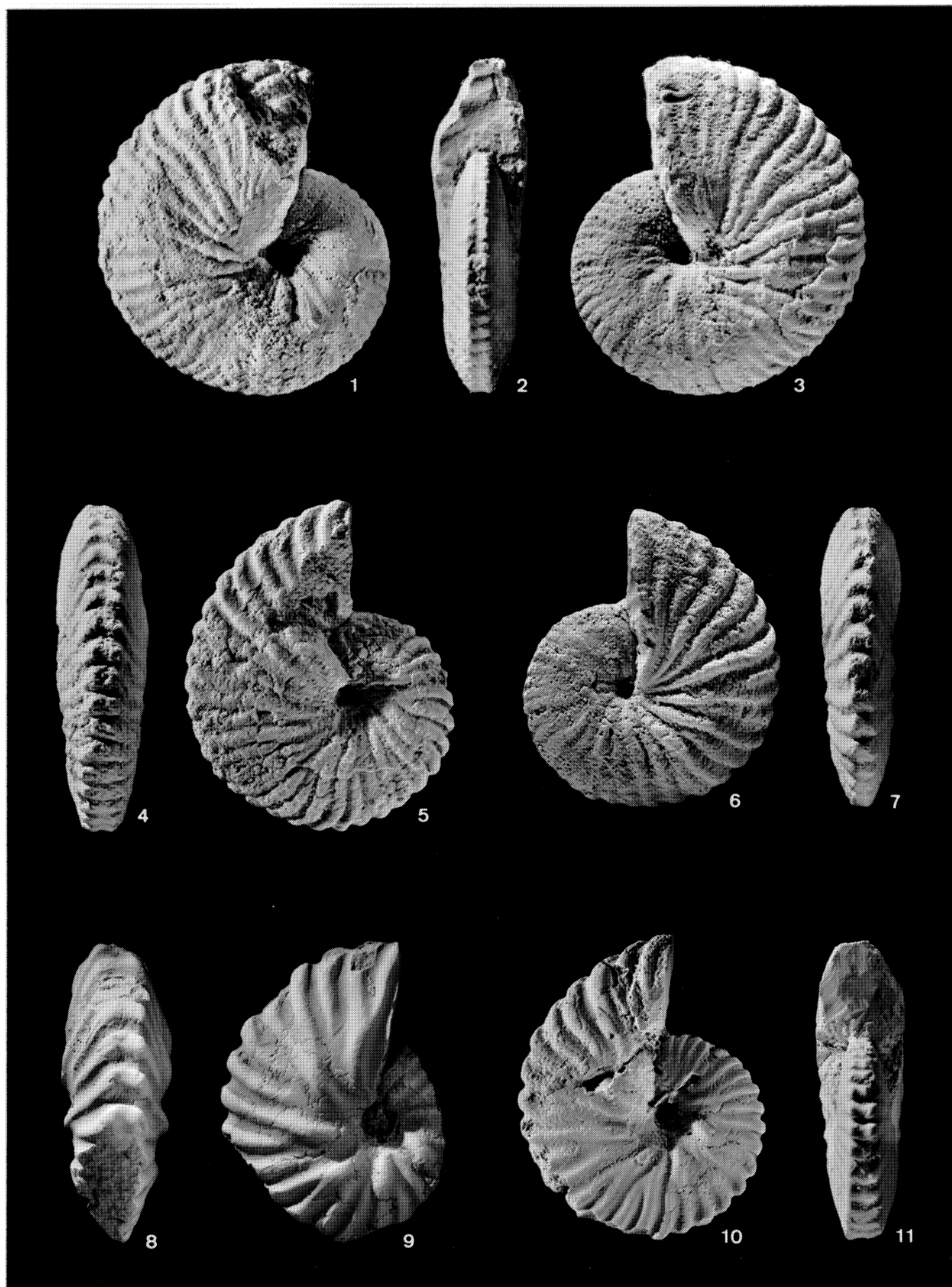


Planche 39

- Fig. 1, 2, 3, 4 – *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995, spécimen n° 414008, **holotype**, banc n° 141/831, Horizon à *Coronites darsi*, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 5, 6 – *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995, spécimen n° 414001, banc n° 18/062, coupe n° 062, ravin de Saint-Martin, Bail près Escragnolles, Alpes-Maritimes. x 2
- Fig. 7, 8, 9 – *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995, spécimen n° 414133, banc n° 141/831, Horizon à *Coronites darsi*, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 10, 11, 12, 13 – *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995, spécimen n° 414010, banc n° 141/831, Horizon à *Coronites darsi*, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 14, 15 – *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995, spécimen n° 414005, **hypotype**, banc n° 141/831, Horizon à *Coronites darsi*, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 16, 17 – *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995, spécimen n° 414006, banc n° 141/831, Horizon à *Coronites darsi*, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.

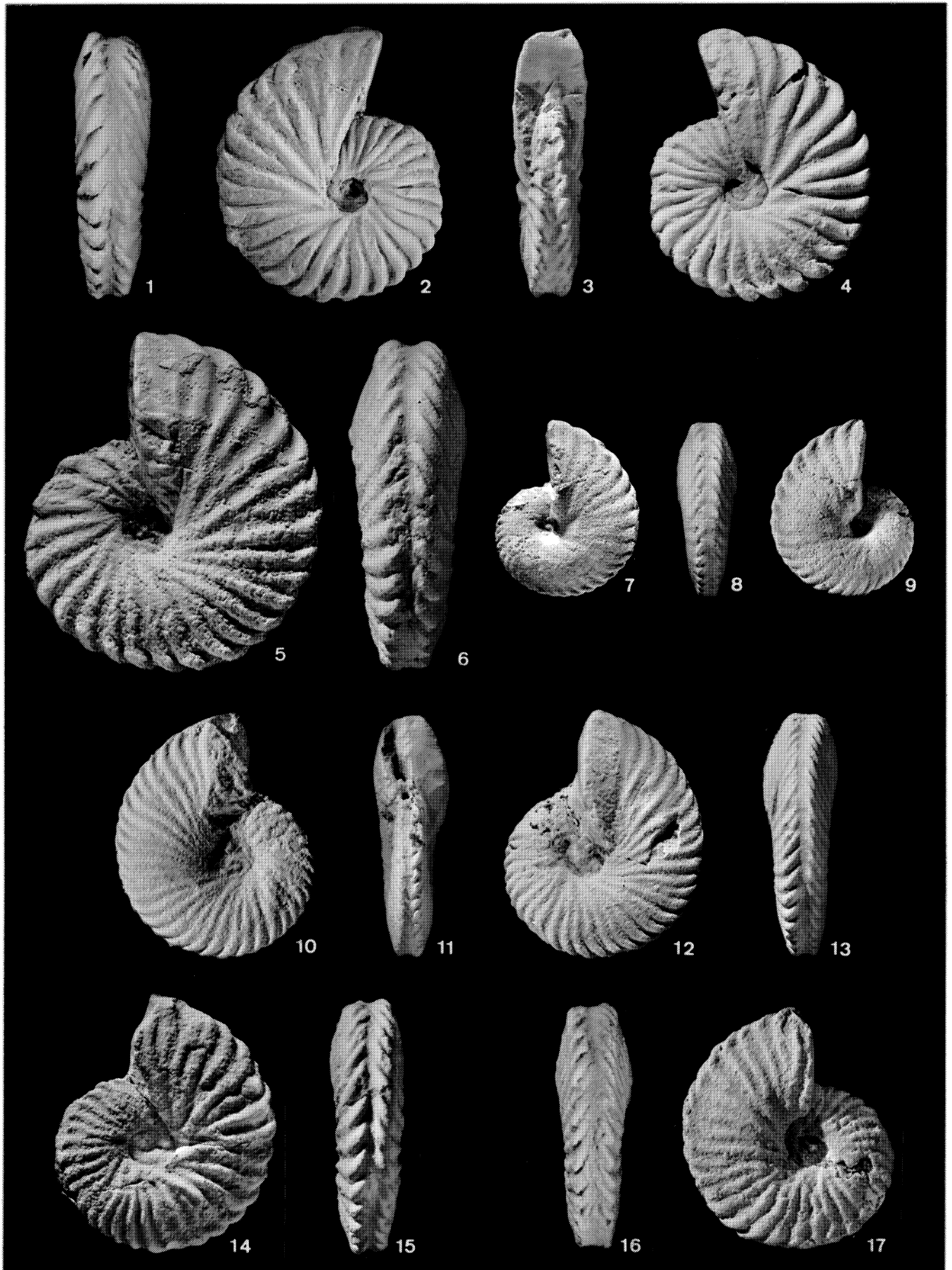


Planche 40

- Fig. 1, 2 – *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995, spécimen n° 414002, banc n° 18/062, coupe n° 062, ravin de Saint-Martin, Bail près Escragnolles, Alpes-Maritimes. x 2
- Fig. 3, 4 – *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995, spécimen n° 414132, ruisseau des Condamines près Comps-sur-Artuby, Var. x 2
- Fig. 5, 6, 7, 8 – *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995, spécimen n° 414135, La Saurée près Tourrette-Levens, Alpes-Maritimes. x 2
- Fig. 9, 10 – *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995, spécimen n° 414130, Terreforte près Tourrette-Levens, Alpes-Maritimes. x 2
- Fig. 11, 12 – *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995, spécimen n° 414703, banc n° 141/831, Horizon à *Coronites darsi*, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 13, 14 – *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995, spécimen n° 414004, banc n° 141/831, Horizon à *Coronites darsi*, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.

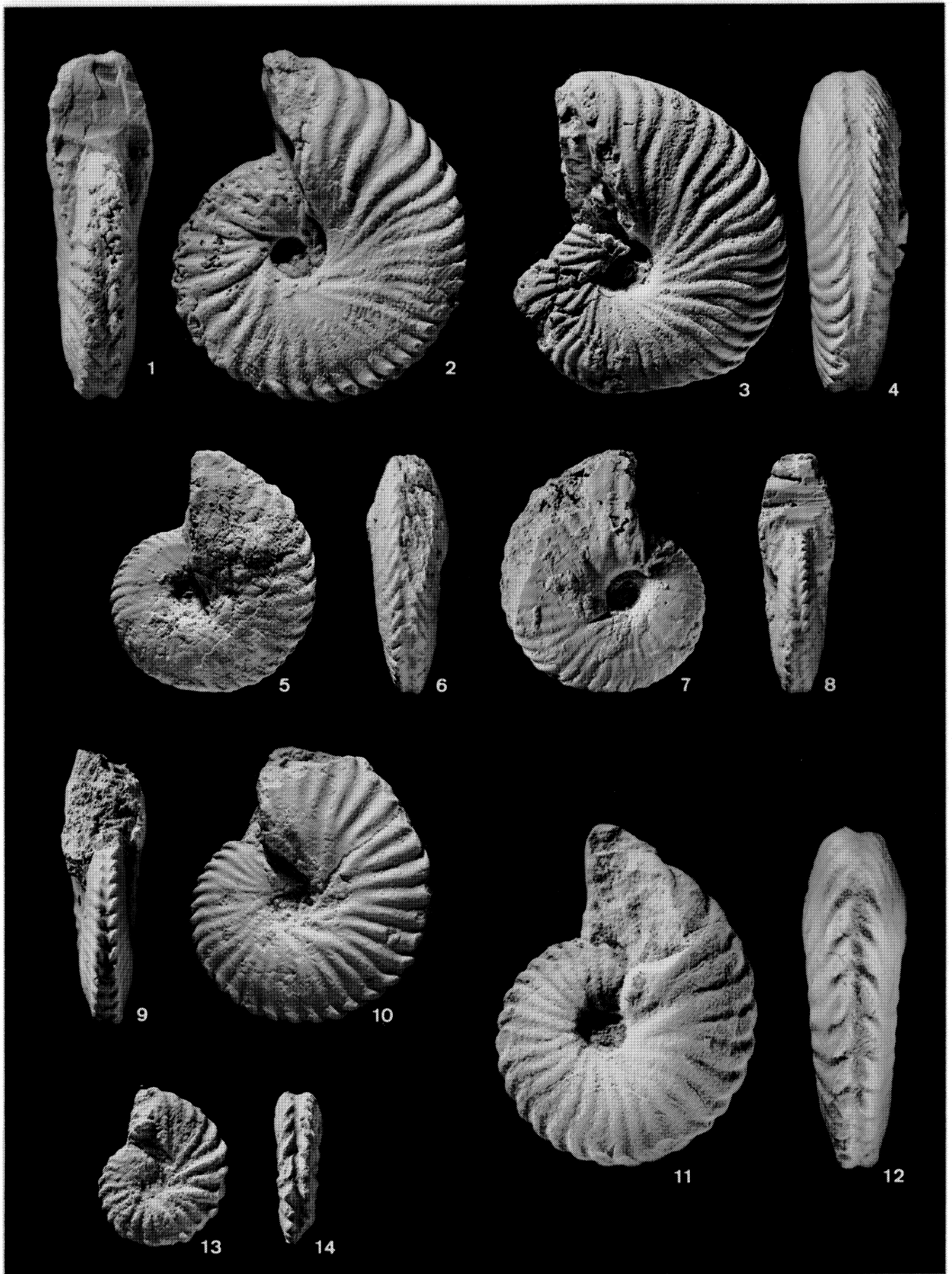


Planche 41

- Fig. 1, 2 – *Coronites darsi* VERMEULEN, 1995, spécimen n° 414007, banc n° 141/831, Horizon à *Coronites darsi*, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 3, 4 – *Memmiella crevolai* VERMEULEN, 1999, spécimen n° 414003, banc n° 141/831, Horizon à *Coronites darsi*, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 5 – *Curiolia heinzi* (SAYN, 1890), spécimen n° 414134, toit du banc n° 141/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 6, 7, 8 – *Memmiella crevolai* VERMEULEN, 1999, spécimen n° 414009, **holotype**, banc n° 141/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 9, 10, 11 – *Curiolias heinzi* (SAYN, 1890), spécimen n° 414131, ruisseau des Condamines près Comps-sur-Artuby, Var. x 1
- Fig. 12, 13 – *Curiolia garroni* VERMEULEN, 1998, **holotype** n° M141 ; spécimen original : n° 64312, collection Dareste, Bou Hamdane, Algérie. x 2
- Fig. 14, 15, 16, 17 – *Coronites coronatoides* (SAYN, 1890), Djebel Ouach, Algérie. x 3

Spécimen du Djebel Ouach : Centre commun des collections de géologie de l'Université Claude Bernard, Lyon I,
ex collection C. E. R. P. A. B.
Les autres spécimens et le moulage n° M141 : collection J. Vermeulen.

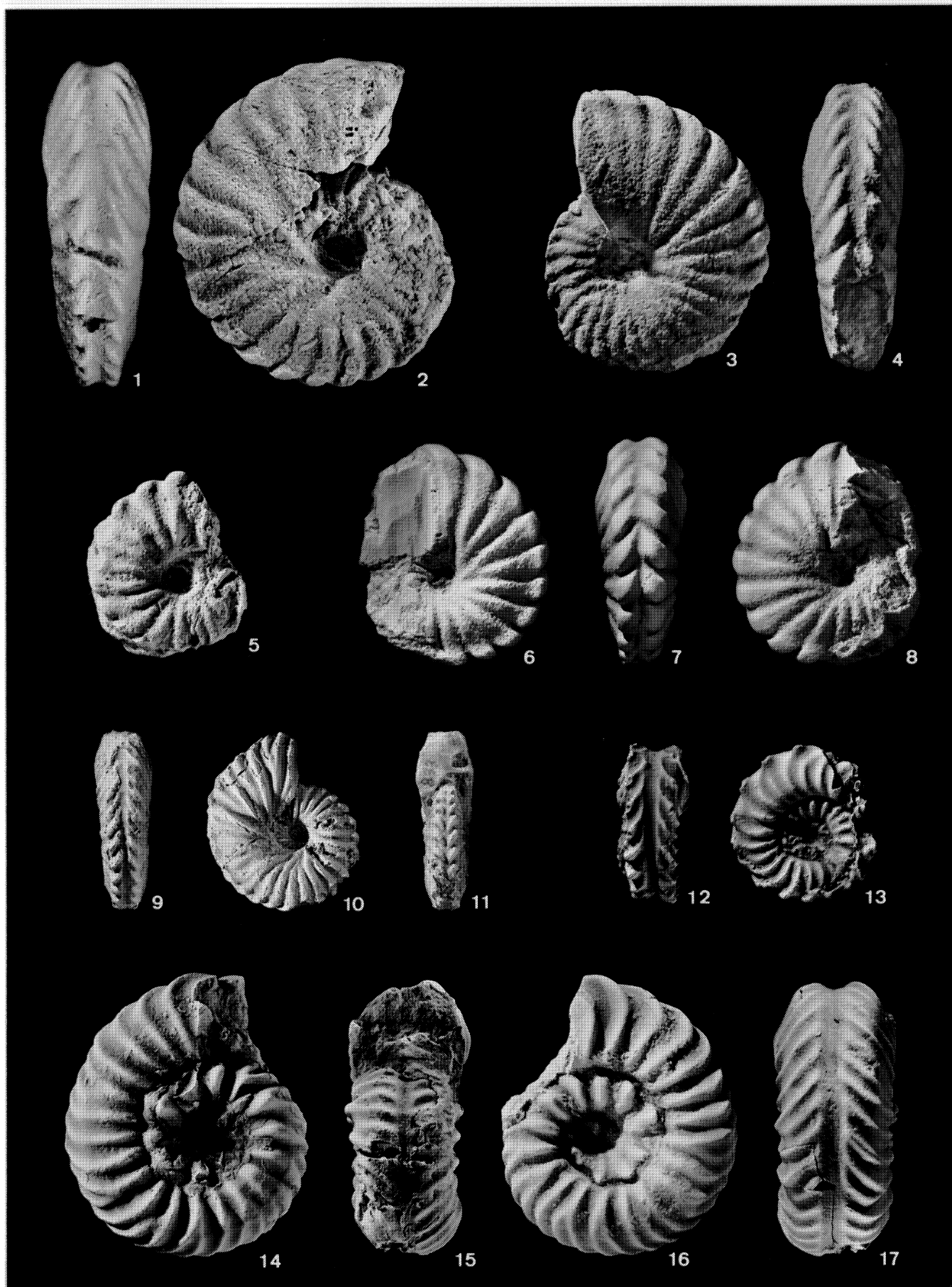


Planche 42

Fig. 1, 2, 3 – *Heinzia communis* (BÜRGL, 1956), spécimen n° 414122, La Saurée près Tournette-Levens, Alpes-Maritimes. x 2

Fig. 4, 5, 6, 7 – *Heinzia communis* (BÜRGL, 1956), spécimen n° 414112, **hypotype**, Les Condamines près Comps-sur-Artuby, Var. x 2

Fig. 8, 9, 10 – *Heinzia communis* (BÜRGL, 1956), spécimen n° 414113, **hypotype**, banc n° 137b/831, Horizon à *Heinzia communis*, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.

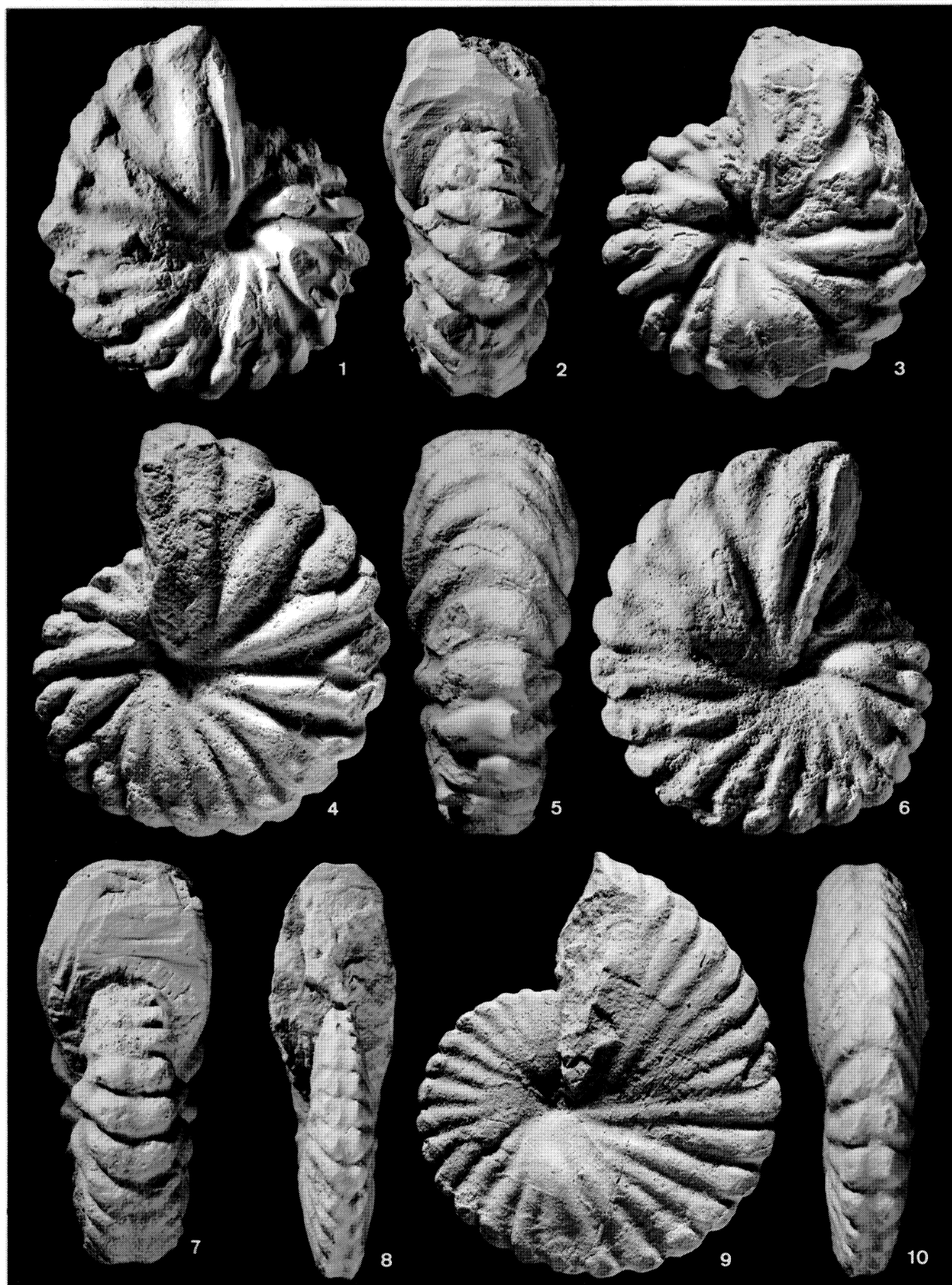


Planche 43

- Fig. 1, 2, 3 – *Heinzia communis* (BÜRL, 1956), spécimen n° 414111, **hypotype**, banc n° 136/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 4, 5 – *Heinzia communis* (BÜRL, 1956), spécimen n° 414076, banc n° 18/062, coupe n° 062, ravin de Saint-Martin, Bail près Escragnolles, Alpes-Maritimes. x 2
- Fig. 6, 7 – *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1838), Colombie. x 2
- Fig. 8, 9, 10 – *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1838), moulage n° M116 ; spécimen original, **néotype**, n° ID 3194 (G20-1 in collection M. Breistroffer), Loma de la Manita, Colombie,. x 2

Spécimen des fig. 6 et 7 : collection d'Orbigny, Muséum d'Histoire Naturelle de Paris.
Spécimen n° ID 3194 : collection M. Breistroffer, Institut Dolomieu, Grenoble.
Les deux autres spécimens : collection J. Vermeulen.

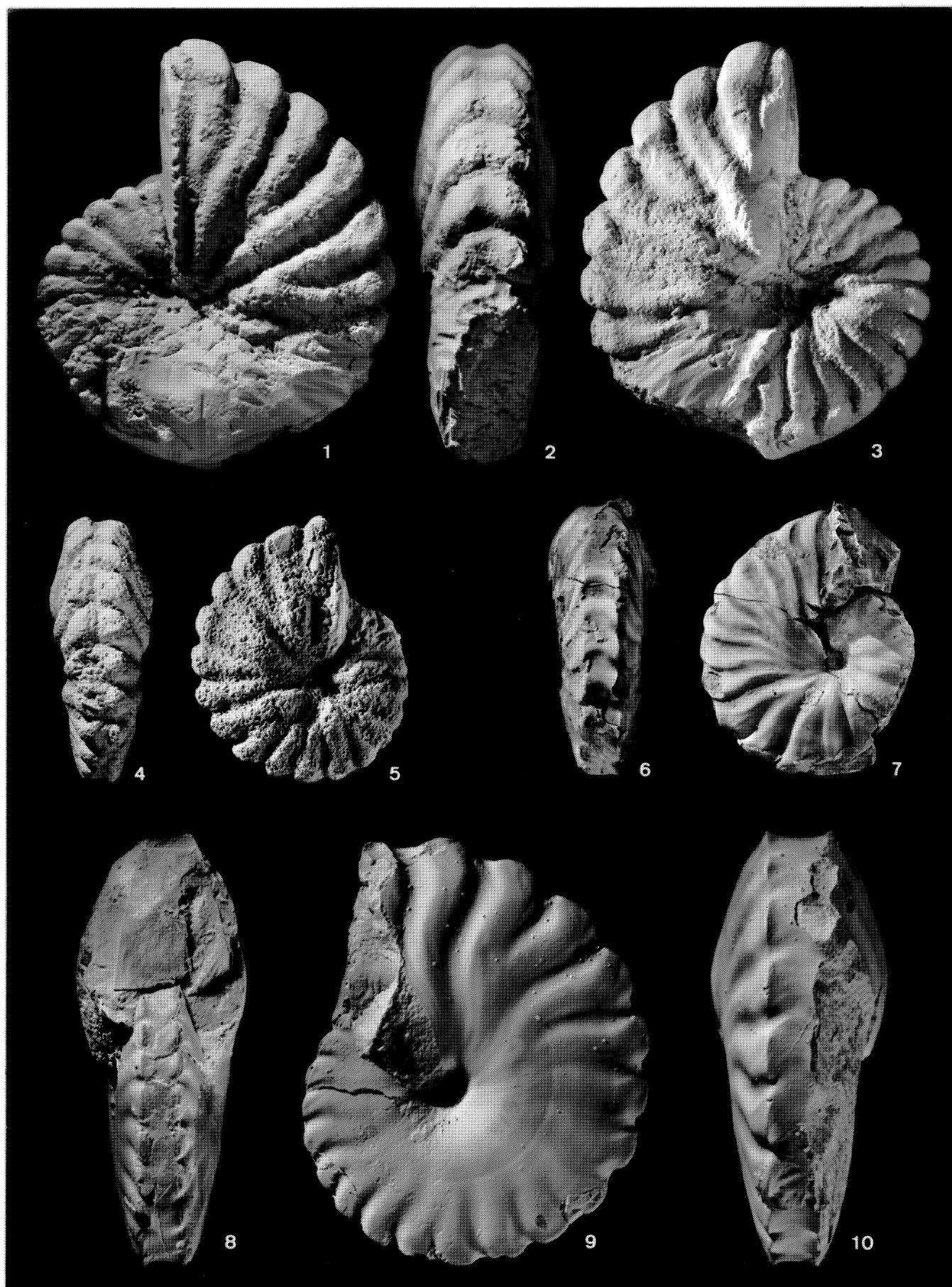


Planche 44

Fig. 1, 2, 3 – *Heinzia* cf. *leivaensis* (BÜRGL, 1956), moulage n° M160 ; spécimen original, Velez, Colombie, collection Breistroffer, Institut Dolomieu, Grenoble. x 2

Fig. 4, 5, 6 – *Pulchellia galeata* (VON BUCH, 1838), spécimen n° 414066, **hypotype**, Leiva, Colombie. x 2

Le moulage n° M 160 et le spécimen n° 414066 : collection J. Vermeulen.

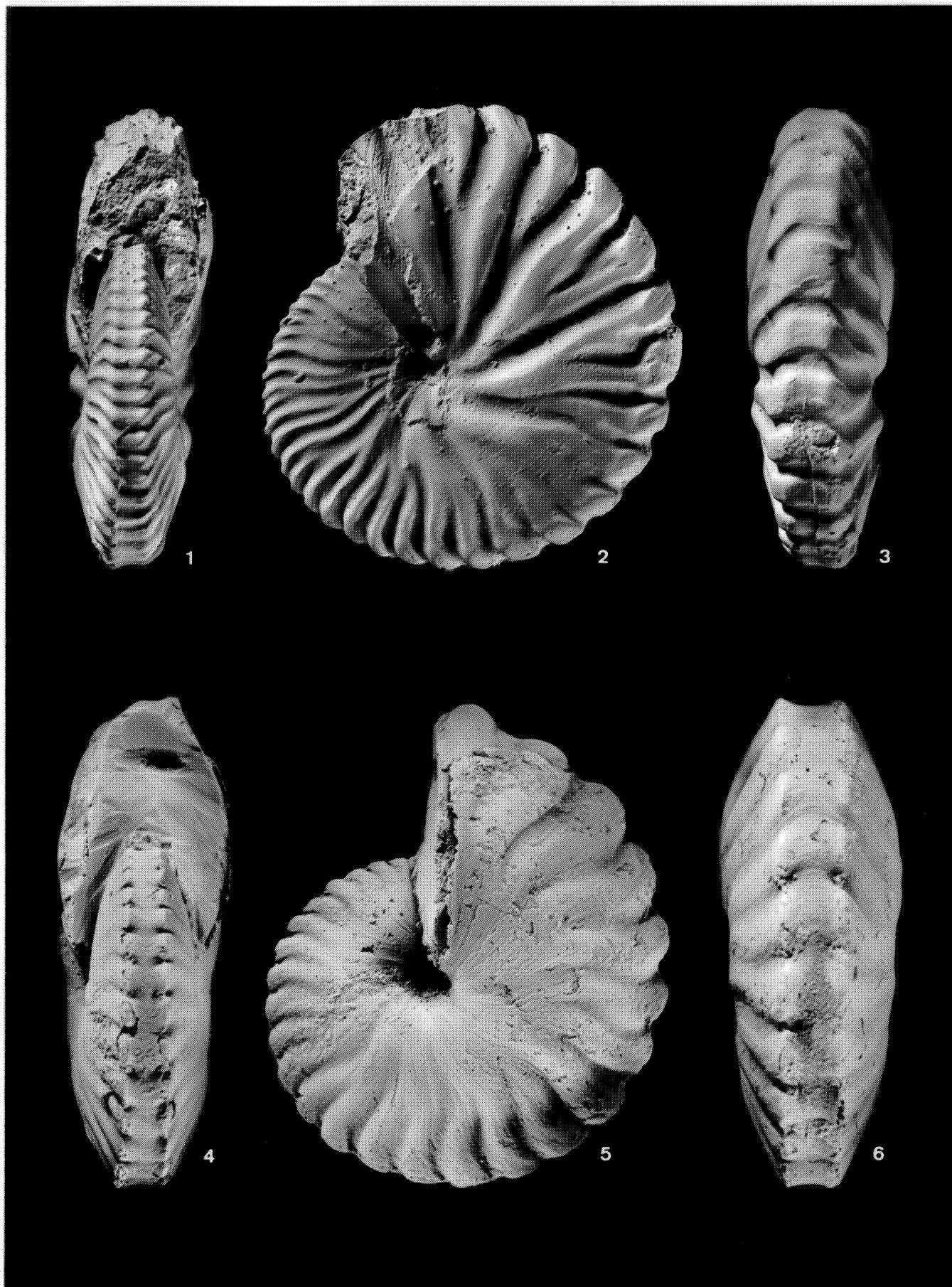


Planche 45

- Fig. 1, 2, 3 – *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856), spécimen n° 414673, banc n° 116/836, coupe n° 836, Le Clos des Moulins près La Martre, Var. x 2
- Fig. 4, 5 – *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856), spécimen n° 414211, banc n° 24/063, coupe n° 063, La Saurée près Tourrette-Levens, Alpes-Maritimes. x 2
- Fig. 6, 7 – *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856), spécimen n° 414043, ruisseau des Condamines près Comps-sur-Artuby, Var. x 2
- Fig. 8, 9, 10 – *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856), spécimen n° 414050, banc n° 18/062, coupe n° 062, ravin de Saint-Martin, Bail près Escragnolles, Alpes-Maritimes. x 2

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.

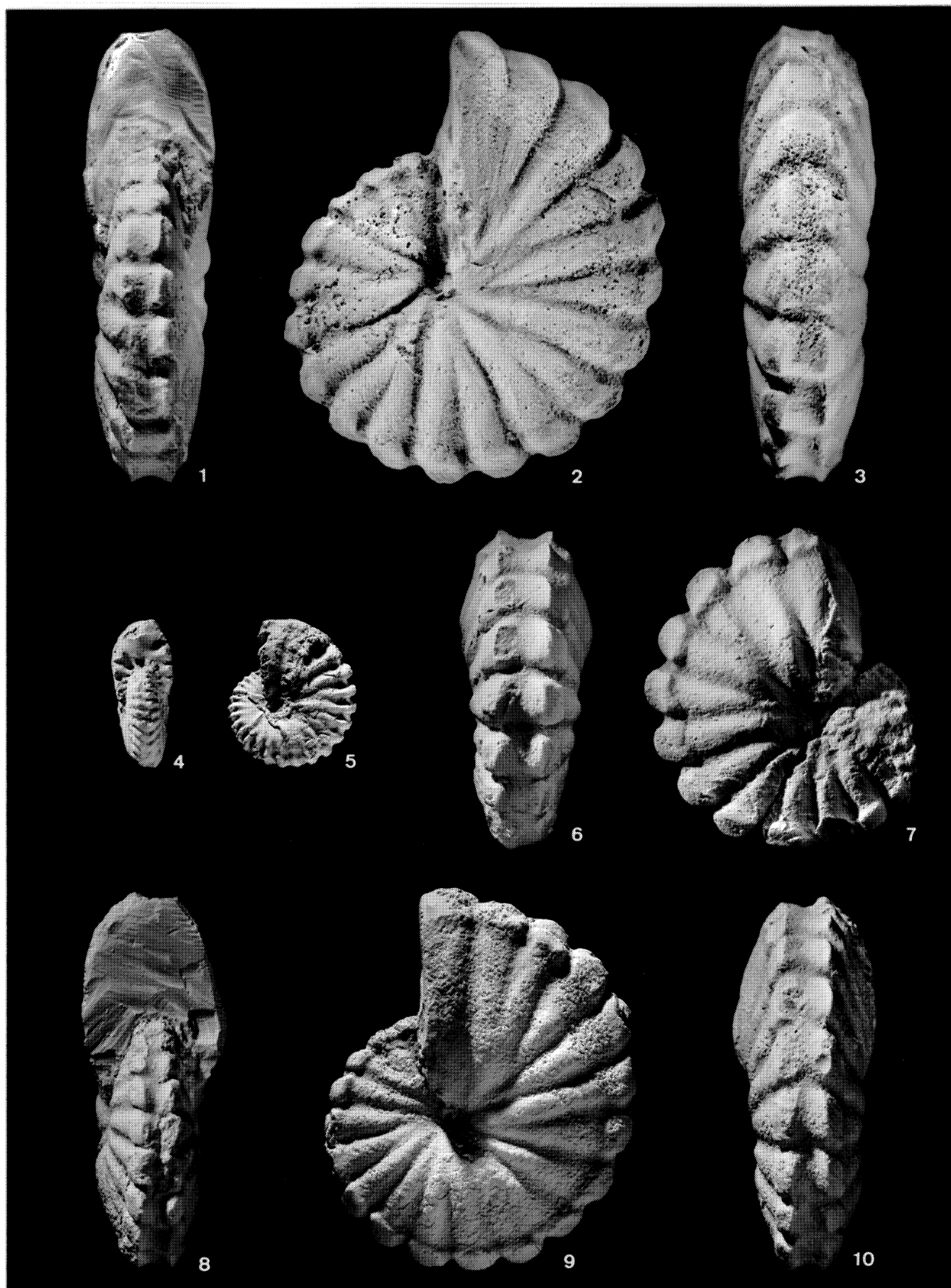


Planche 46

Fig. 1, 2, 3 – *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856), spécimen n° 414042, banc n° 18/062, coupe n° 062, ravin de Saint-Martin, Bail près Escragnolles, Alpes-Maritimes. x 2

Fig. 4, 5, 6 – *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856), spécimen n° 414153, intervalle n° 14-15/FONC, coupe de la Sierra de Foncalent près Alicante, Espagne. x 2

Fig. 7, 8 – *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856), spécimen n° 414119, Chapelle Saint-Christophe près Brovès, Var. x 2

Fig. 9, 10 – *Heinzia caicedi* (KARSTEN, 1856), spécimen n° 414794, banc n° 142b/831, Horizon à *Heinzia caicedi*, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.

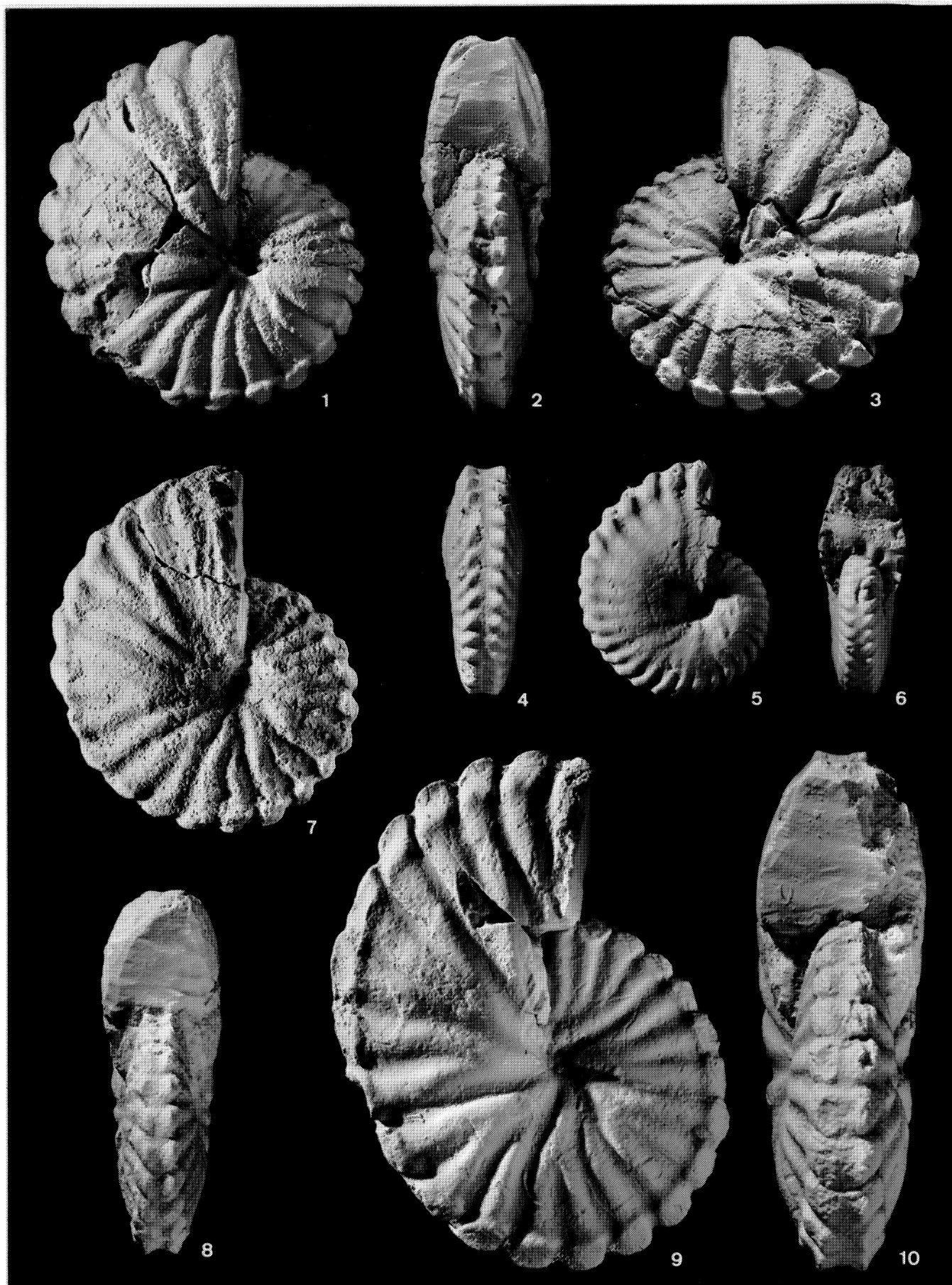


Planche 47

- Fig. 1, 2, 3 – *Heinzia hispanica* HYATT, 1903, spécimen n° 414148, **néotype**, intervalle n° 14-15/FONC, coupe de la Sierra de Foncalent près Alicante, Espagne. x 2
- Fig. 4 – *Heinzia* sp. gr. *sayni* HYATT, 1903, spécimen n° 1909-22-20, Djebel Ouach près Constantine, Algérie. x 2
- Fig. 5, 6 – *Heinzia sayni* HYATT, 1903, spécimen n° 414534, **hypotype**, banc n° 151/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 7, 8 – *Heinzia sayni* HYATT, 1903, spécimen n° 414530, **hypotype**, banc n° 150/831, Horizon à *Heinzia sayni*, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2
- Fig. 9, 10, 11 – *Heinzia sayni* HYATT, 1903, spécimen n° 414185, **hypotype**, banc n° 24/063, coupe n° 063, La Saurée près Tourrette-Levens, Alpes-Maritimes. x 2
- Fig. 12, 13, 14 – *Heinzia sayni* HYATT, 1903, spécimen n° 414151, banc n° 27/FONC, coupe de la Sierra de Foncalent près Alicante, Espagne. x 1
- Fig. 15, 16 – *Heinzia* cf. *hoplitiformis* (SAYN, 1890), spécimen n° 414640, récolté entre les bancs n° 151/831 et 156/831, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 2

Spécimen n° 1909-22-20 : collection de l'Institut de Paléontologie du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris.
Les autres spécimens : collection J. Vermeulen.

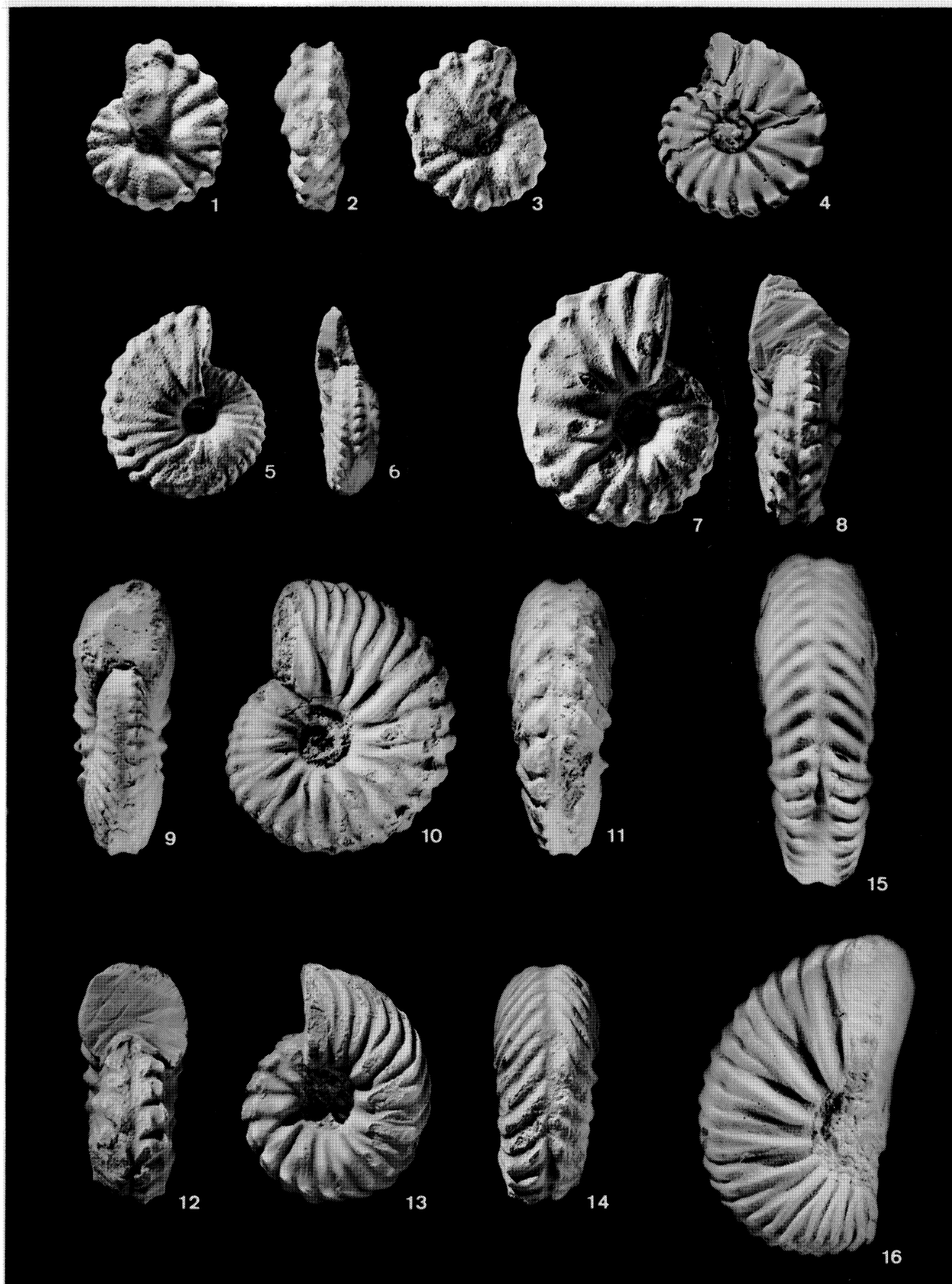


Planche 48

- Fig. 1, 2, 3 – *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414531, **néotype**, banc n° 276/045, Horizon à *Gerhardtia sartousiana*, coupe n° 045, oratoire de La Gardette près Vergons, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 4, 5, 6 – *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414149, banc n° 67/FONC, coupe de la Sierra de Foncalent près Alicante, Espagne. x 2
- Fig. 7, 8 – *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414532, **hypotype**, banc n° 276/045, Horizon à *Gerhardtia sartousiana*, coupe n° 045, oratoire de La Gardette près Vergons, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 9, 10 – *Gerhardtia sartousiana* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414533, banc n° 276/045, Horizon à *Gerhardtia sartousiana*, coupe n° 045, oratoire de La Gardette près Vergons, Alpes de Haute-Provence. x 2

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.



Planche 49

Fig. 1, 2, 3, 4 – *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), Leiva, Colombie. x 2

Fig. 5 – *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), spécimen n° 5389, **lectotype**, Escragnolles, Alpes-Maritimes. x 2

Fig. 6 – *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), spécimen n° 5389, **syntype** et **hypotype**, Escragnolles, Alpes-Maritimes. x 2

Fig. 7, 8 – *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), spécimen n° 414504, banc n° 314a/043, coupe n° 043, le Saut du Loup près Barrême, Alpes de Haute-Provence. x 2

Fig. 9, 10, 11 – *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), spécimen n° 414515, banc n° 314a/043, SHMA de *Gerhardtia provincialis*, coupe n° 043, le Saut du Loup près Barrême, Alpes de Haute-Provence. x 2

Le spécimen de Colombie : Institut de Paléontologie du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris.
Les deux spécimens du n° 5389 : collection A. d'Orbigny, Institut de Paléontologie du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris.
Les deux autres spécimens : collection J. Vermeulen.

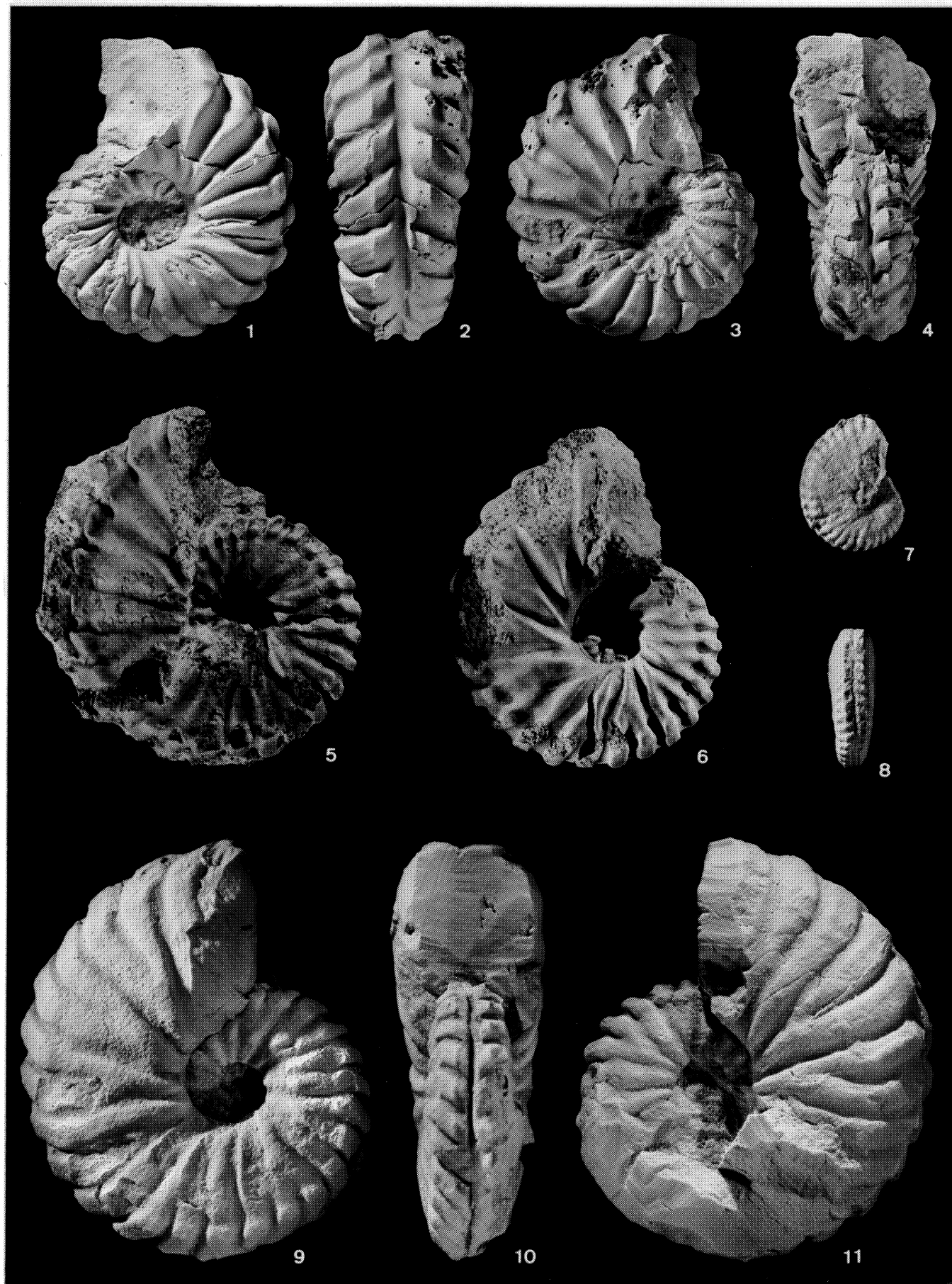


Planche 50

- Fig. 1, 2, 3 – *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), spécimen n° 414521, **hypotype**, banc n° 314a/043, SHMA de *Gerhardtia provincialis*, coupe n° 043, le Saut du Loup près Barrême, Alpes de Haute-Provence. **x 2**
- Fig. 4, 5, 6 – *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), spécimen n° 414518, banc n° 314a/043, SHMA de *Gerhardtia provincialis*, coupe n° 043, le Saut du Loup près Barrême, Alpes de Haute-Provence. **x 2**
- Fig. 7, 8, 9 – *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), spécimen n° 414513, **hypotype**, banc n° 314a/043, SHMA de *Gerhardtia provincialis*, coupe n° 043, le Saut du Loup près Barrême, Alpes de Haute-Provence. **x 2**

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.

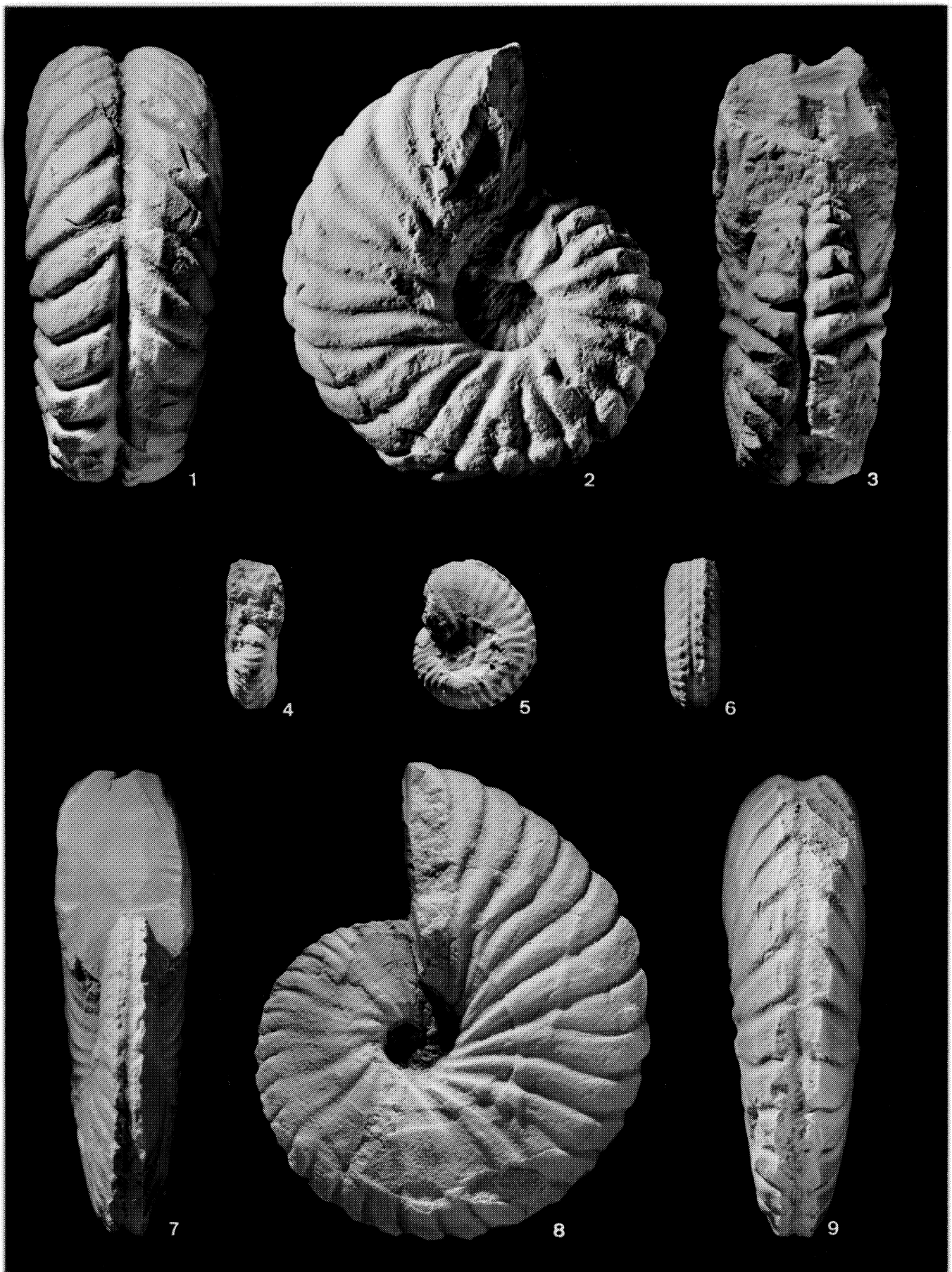


Planche 51

- Fig. 1, 2, 3 – *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), spécimen n° 414983, banc n° 162/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 4, 5 – *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), spécimen n° 414502, **hypotype**, banc n° 314a/043, SHMA de *Gerhardtia provincialis*, coupe n° 043, le Saut du Loup près Barrême, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 6, 7 – *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), spécimen n° 414505, banc n° 314a/043, SHMA de *Gerhardtia provincialis*, coupe n° 043, le Saut du Loup près Barrême, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 8 – *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), spécimen n° 414511, banc n° 314a/043, SHMA de *Gerhardtia provincialis*, coupe n° 043, le Saut du Loup près Barrême, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 9, 10 – *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1841), spécimen n° 414091, individu primitif, banc n° 162/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. x 2

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.

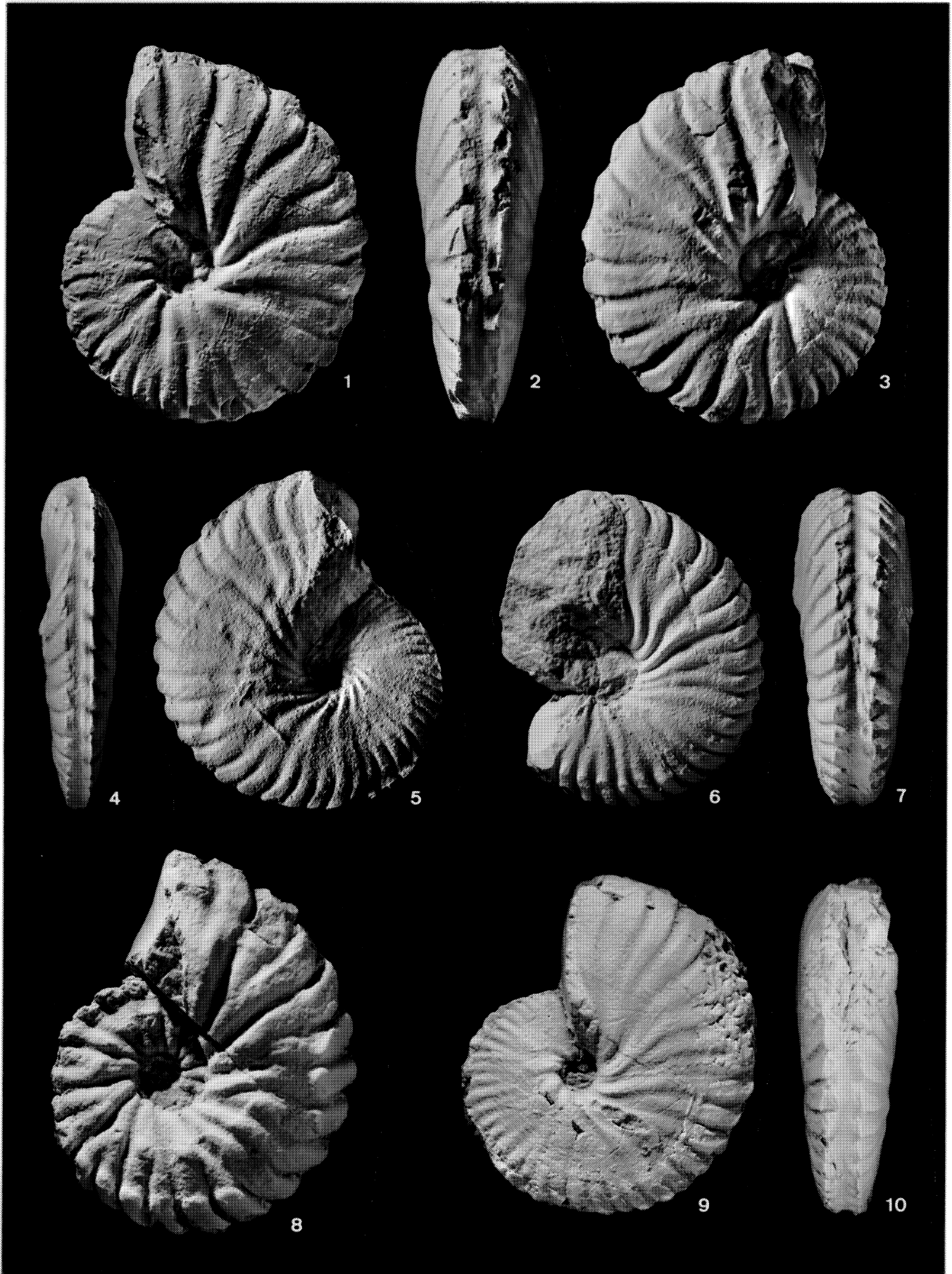


Planche 52

- Fig. 1, 2, 3, 4 – *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), spécimen n° 414501, banc n° 314a/043, SHMA de *Gerhardtia provincialis*, coupe n° 043, le Saut du Loup près Barrême, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 5, 6 – *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), spécimen n° 414507, banc n° 314a/043, SHMA de *Gerhardtia provincialis*, coupe n° 043, le Saut du Loup près Barrême, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 7, 8, 9 – *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), spécimen n° 414519, **hypotype**, banc n° 282a/045, coupe n° 045, oratoire de La Gardette près Vergons, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 10, 11, 12 – *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), spécimen n° 414522, **hypotype**, banc n° 283a/045, coupe n° 045, oratoire de La Gardette près Vergons, Alpes de Haute-Provence. x 2

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.

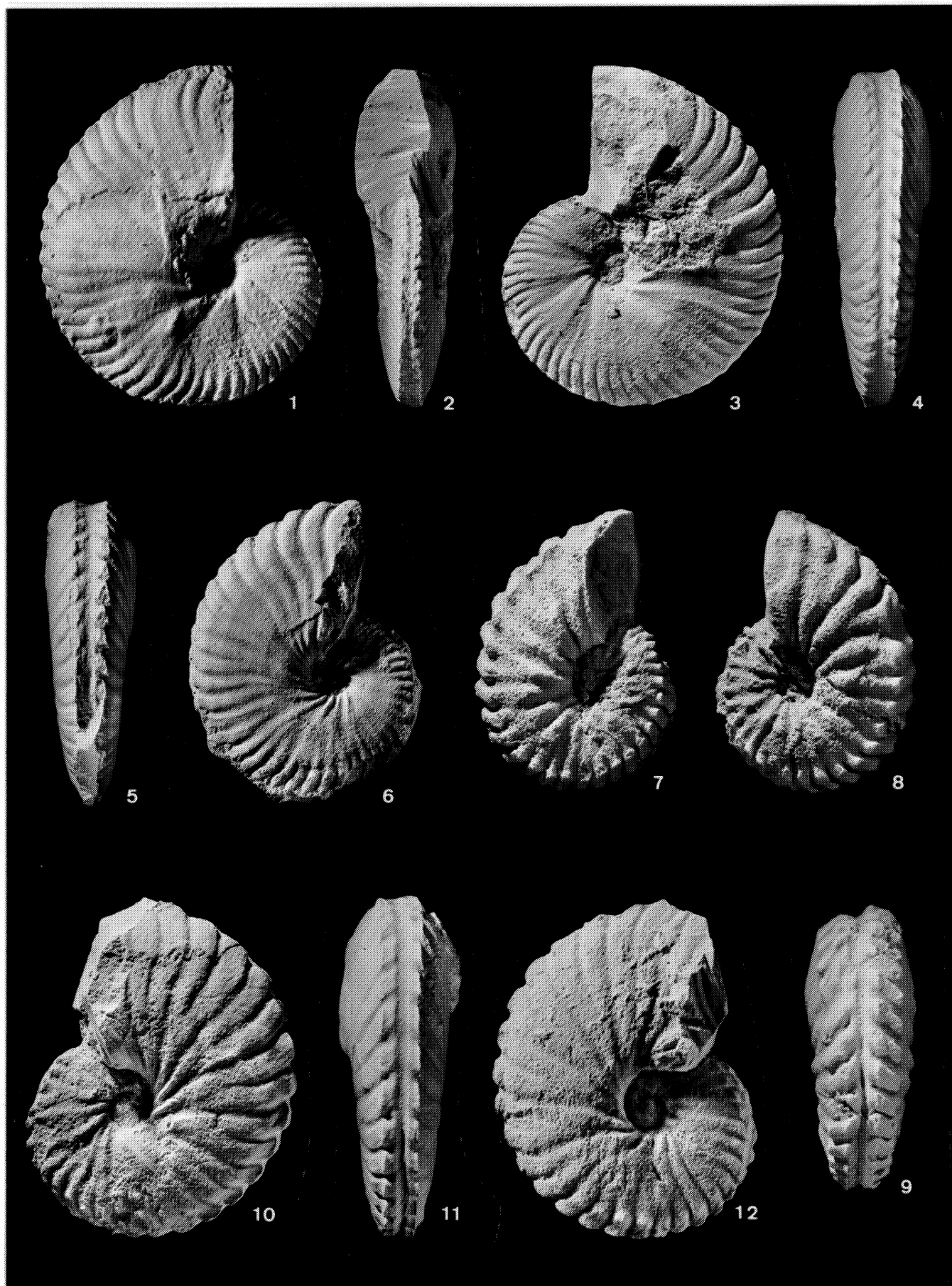


Planche 53

- Fig. 1, 2 – *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), spécimen n° 414516, banc n° 314a/043, SHMA de *Gerhardtia provincialis*, coupe n° 043, le Saut du Loup près Barrême, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 3, 4 – *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), spécimen n° 414514, banc n° 314a/043, SHMA de *Gerhardtia provincialis*, coupe n° 043, le Saut du Loup près Barrême, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 5 – *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), spécimen n° 414509, banc n° 314a/043, SHMA de *Gerhardtia provincialis*, coupe n° 043, le Saut du Loup près Barrême, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 6, 7, 8 – *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), spécimen n° 414506, banc n° 314a/043, SHMA de *Gerhardtia provincialis*, coupe n° 043, le Saut du Loup près Barrême, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 9, 10 – *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), spécimen n° 414152, banc n° 79/FONC, coupe de la Sierra de Foncalent près Alicante, Espagne. x 2
- Fig. 11, 12 – *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), spécimen n° 414508, banc n° 314a/043, SHMA de *Gerhardtia provincialis*, coupe n° 043, le Saut du Loup près Barrême, Alpes de Haute-Provence. x 2
- Fig. 13, 14 – *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), spécimen n° 414510, banc n° 314a/043, SHMA de *Gerhardtia provincialis*, coupe n° 043, le Saut du Loup près Barrême, Alpes de Haute-Provence. x 2

Tous les spécimens : collection J. Vermeulen.

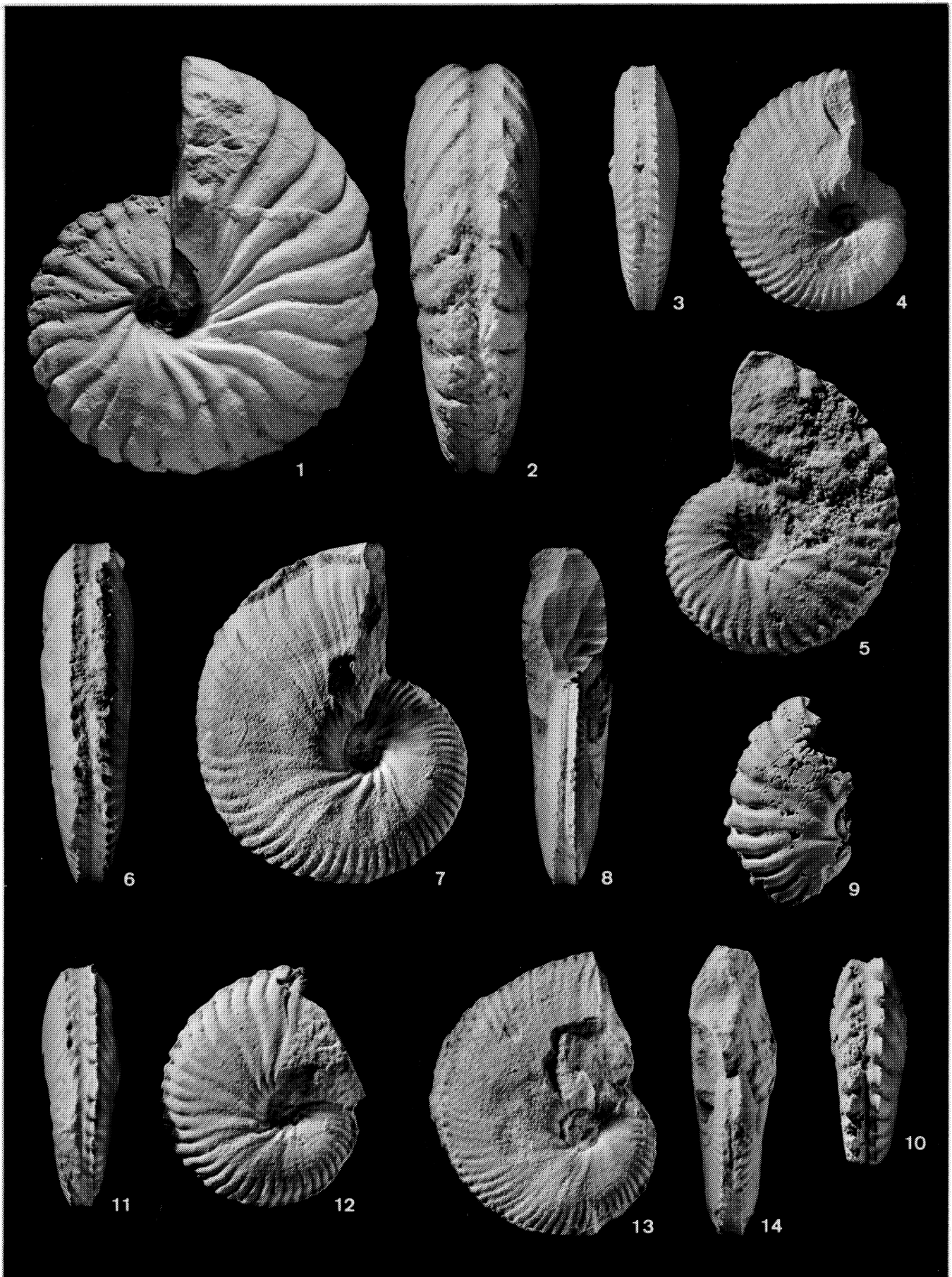


Planche 54

Fig. 1, 2, 3, 4 – *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), spécimen n° 414520, banc n° 284/045, coupe n° 045, oratoire de La Gardette près Vergons, Alpes de Haute-Provence. x 2

Collection J. Vermeulen.



Planche 55

Fig. 1, 2, 3 – *Gerhardtia* aff. *galeatoides* (KARSTEN, 1856), spécimen n° 414075, individu ancestral ?, région de Leiva, Colombie. x 2

Fig. 4, 5, 6, 7 – *Gerhardtia provincialis* (D'ORBIGNY, 1850), Colombie. x 2

Fig. 8, 9, 10 – *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856), Colombie. x 2

Spécimen n° 414075 : collection J. Vermeulen.
Les autres spécimens : collection de comparaison de l'Institut de Paléontologie du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris.

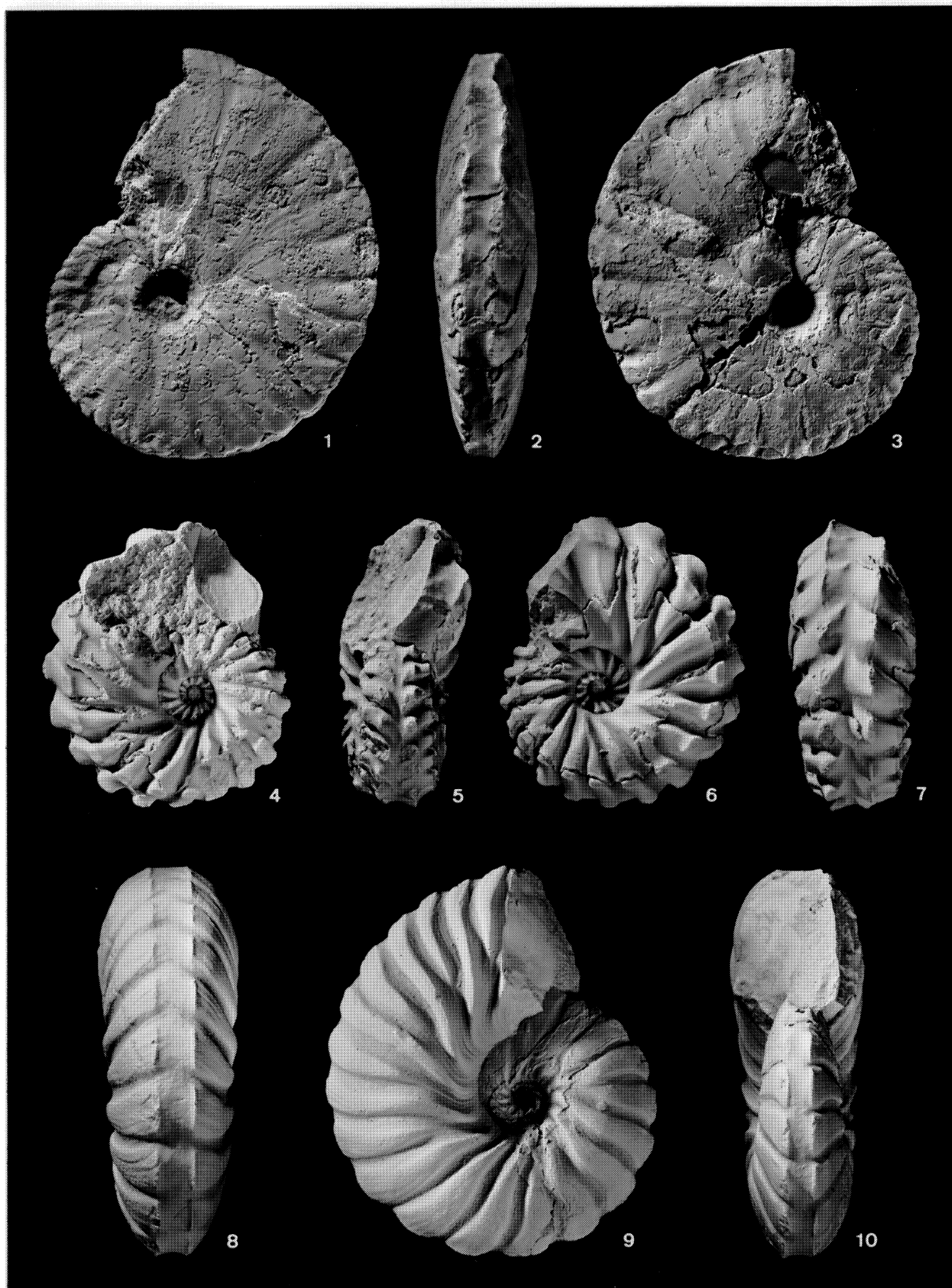


Planche 56

- Fig. 1 – *Curiolia salomoni* sp. nov., spécimen n° 414730, **holotype**, Zone à *Heinzia sayni*, Angles, Alpes de Haute-Provence. x 1,6
- Fig. 2 – *Subtorcapella defayi* sp. nov., spécimen n° 415552, **holotype**, banc n° 140/831, Horizon à *Subtorcapella defayi*, Zone à *Kotetishvilia compressissima*, coupe n° 831, le Clos de Barral près La Bastide, Var. x 1
- Fig. 3 – *Gerhardtia galeatoides* (KARSTEN, 1856), spécimen n° ID 3156, Velez, Chagüete, Santander, Colombie. x 2

Spécimen n° 414730, collection J. Vermeulen, leg L. Ebbo.

Spécimen n° 415552, collection J. Vermeulen.

Spécimen n° ID 3156, collection M. Breistroffer, Institut Dolomieu, Grenoble.



Planche 57

- Fig. 1 – *Spathicrioceras angulicostatum* (KILIAN, 1888), spécimen n° 415850, banc n° 37/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. x 1.
- Fig. 2 – *Pseudothurmannia mortilleti* (PICTET & DE LORIO, 1858), Spécimen n° 415900, banc n° 54-1/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. x 2.
- Fig. 3 – *Pseudothurmannia angulicostata* (D'ORBIGNY, 1841), moulage de l'**holotype** n° M 114, Zone à *Spathicrioceras angulicostatum*, ravin de Savoye, Chamateuil près Castellane, Alpes de Haute-Provence ; original : collection Emeric, Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, France. x 1.
- Fig. 4 – *Pseudothurmannia picteti* (SARKAR, 1955), moulage n° M 113 ; original : spécimen n° 14111, coll. M.H.N. Nice, banc n° 220/042, ravin de Valbonnette près Barrême, Alpes de Haute-Provence. x 1.
- Fig. 5 – *Avramidiscus kiliani* (PAQUIER, 1900), spécimen n° 415015, banc n° 89/041, coupe n° 041, stratotype d'Angles, Alpes de Haute-Provence. x 1,2.
- Fig. 6 – *Taveraidiscus hugii* (OOSTER, 1860), moulage n° M 74 de l'**holotype**, La Veveyse, Suisse ; original : collection W. A. Ooster, Muséum d'Histoire Naturelle de Berne, Suisse. x 1,2.

Les spécimens et les moulages : collection J. Vermeulen.



Sommaire

CHAPITRE 1. INTRODUCTION.....	p. 9
1.– Les sites du Sud-Est de la France.....	p. 9
1.1. Caractéristiques et localisation des sites du domaine pélagique.....	p. 9
1.2. Caractéristiques et localisation des sites du domaine néritique.....	p. 10
1.3. Le domaine intermédiaire ou hémipélagique.....	p. 11
2.– Les sites du Sud-Est de l'Espagne.....	p. 11
2.1. Le site de La Querola près de Cocentaina, au nord-est d'Alcoy.....	p. 11
2.2. Le site de la Sierra de Foncalent près d'Alicante.....	p. 12
3.– Les autres sites étudiés.....	p. 12
3.1. Le Barrémien du Djebel Ouach, Algérie.....	p. 12
3.2. Le Barrémien de la région de Leiva, Colombie.....	p. 12
CHAPITRE 2. LE CADRE BIOSTRATIGRAPHIQUE.....	p. 13
1.– Les critères d'une bonne espèce-index.....	p. 13
1.1. Facilité d'identification	p. 13
1.2. Répartition géographique.....	p. 13
1.3. Variation de fréquence entre le bassin et la plate-forme.....	p. 13
1.4. Écart stratigraphique entre apparition réelle et apparition épibolienne.....	p. 14
2.– Justification du choix des espèces-index.....	p. 15
2.1. Espèces-index de l'Hauterivien supérieur.....	p. 15
2.2. Espèces-index du Barrémien inférieur.....	p. 16
2.3. Espèces-index du Barrémien supérieur (<i>pro parte</i>).....	p. 18
3.– Les concepts de biochronozone et de biochronohorizon.....	p. 19
3.1. Biozones et biochronozones.....	p. 19
3.1.1. Définitions.....	p. 19
3.1.2. De l'utilisation pratique des espèces-index.....	p. 19
3.1.3. Les bases d'une biostratigraphie raisonnée.....	p. 20
3.1.4. De la biozone à la biochronozone.....	p. 20
3.2. Biohorizons et biochronohorizons.....	p. 20
3.2.1. Définitions.....	p. 20
3.2.2. Du biohorizon au biochronohorizon.....	p. 22
4.– Les zones, sous-zones et horizons de l'Hauterivien supérieur.....	p. 22
4.1. Zone à <i>Subsayaella sayni</i>	p. 22
4.2. Zone à <i>Plesiospitidiscus ligatus</i>	p. 25
4.3. Zone à <i>Balearites balearis</i>	p. 27
4.4. Les problèmes de la biozonation de l'Hauterivien terminal et de la classification des ammonites pseudothurmanniiformes.....	p. 28
4.5. Zone à <i>Spathicrioceras angulicostatum</i>	p. 30
4.6. Zone à <i>Pseudothurmannia mortilleti</i>	p. 31
4.7. Conclusions sur la biochronostratigraphie de l'Hauterivien supérieur.....	p. 33
5.– Les zones, sous-zones et horizons du Barrémien inférieur.....	p. 33
5.1. Zone à <i>Avramidiscus kiliani</i>	p. 34
5.2. Zone à <i>Kotetishvilia nicklesi</i>	p. 36
5.3. Zone à <i>Nicklesia pulchella</i>	p. 37
5.4. Zone à <i>Kotetishvilia compressissima</i>	p. 39
5.5. Zone à <i>Coronites darsi</i>	p. 42
6.– Les zones, sous-zones et horizons du Barrémien supérieur.....	p. 44
6.1. Zone à <i>Holcodiscus uhligi</i>	p. 44
6.2. Zone à <i>Heinzia sayni</i>	p. 45
6.3. Zone à <i>Gerhardtia sartousiana</i>	p. 47
7.– Conclusions générales sur la biostratigraphie.....	p. 49
CHAPITRE 3. HISTORIQUE DES ÉTUDES SUR LA FAMILLE DES PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890, emend.....	p. 51
1.– 1838 – 1889, Les données premières.....	p. 51
2.– 1890-1923, Structuration de la Famille des PULCHELLIIDAE.....	p. 52

3.- 1924 - 1960, Période colombienne.....	p. 54
4.- 1961-2000, Période européenne.....	p. 57
CHAPITRE 4. MORPHOLOGIE DES PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890, emend.....	p. 64
1.- Les régions morphologiques de la coquille des PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 emend.....	p. 64
2.- Développement ontogénique de la coquille des PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 emend.....	p. 65
3.- La morphologie des BUERGLICERATINAE VERMEULEN 1995.....	p. 66
4.- Morphologie des PSILOTISSOTIINAE VERMEULEN 1995.....	p. 67
5.- Morphologie des PULCHELLIINAE DOUVILLÉ, 1890 emend.....	p. 68
6.- Conclusions.....	p. 71
CHAPITRE 5. L'ESPÈCE CHEZ LES PULCHELLIIDAE DOUVILLÉ, 1890 emend.....	p. 72
1.- Les résultats statistiques.....	p. 72
2.- Répercussions des résultats sur la notion d'espèce chez les PULCHELLIIDAE.....	p. 72
3.- Conclusions.....	p. 74
CHAPITRE 6. ÉTUDE SYSTÉMATIQUE.....	p. 75
1.- La sous-famille des BUERGLICERATINAE VERMEULEN, 1995.....	p. 76
1.1. Genre <i>Subsaxynella</i> SPATH, 1923.....	p. 76
1.2. Genre <i>Thieuloyceras</i> BRESKOVSKI, 1980.....	p. 83
1.3. Genre <i>Malgasaxynella</i> BUSNARDO, 1970.....	p. 85
1.4. Genre <i>Discoidellia</i> VERMEULEN, 1995.....	p. 85
1.5. Genre <i>Buergliceras</i> ETAYO SERNA, 1968.....	p. 96
1.6. Conclusions à l'étude des BUERGLICERATINAE VERMEULEN, 1995.....	p. 102
2.- Sous-famille des PSILOTISSOTIINAE VERMEULEN, 1995.....	p. 103
2.1. Genre <i>Psilotissotia</i> HYATT, 1900.....	p. 103
2.2. Genre <i>Subpulchellia</i> HYATT, 1903.....	p. 107
2.3. Genre <i>Arnaudiella</i> VERMEULEN, 1997.....	p. 111
2.4. Genre <i>Kotetishvilia</i> VERMEULEN, 1997.....	p. 116
2.5. L'évolution des <i>Kotetishvilia</i>	p. 138
2.6. Conclusions à l'étude des PSILOTISSOTIINAE VERMEULEN, 1995.....	p. 139
3.- Sous-famille des PULCHELLIINAE DOUVILLÉ, 1911 emend. VERMEULEN, 1995.....	p. 140
3.1. Genre <i>Nicklesia</i> HYATT, 1903.....	p. 140
3.2. Genre <i>Coronites</i> HYATT, 1903.....	p. 149
3.3. Genre <i>Memmiella</i> VERMEULEN, 1999.....	p. 155
3.4. Genre <i>Curiolia</i> VERMEULEN, 1999 nom. correct. pro <i>Curiolites</i> VERMEULEN, 1995.....	p. 157
3.5. Genre <i>Heinzia</i> SAYN, 1890, nom. transl. HYATT, 1903.....	p. 162
3.6. Genre <i>Pulchellia</i> UHLIG, 1882 emend.....	p. 172
3.7. Genre <i>Gerhardtia</i> HYATT, 1903.....	p. 177
3.8. Conclusions à l'étude des PULCHELLIINAE DOUVILLÉ, 1890 emend.....	p. 192
CHAPITRE 7. CONCLUSIONS GÉNÉRALES.....	p. 194
Remerciements.....	p. 198
Références.....	p. 199
Index des genres et espèces.....	p. 210
Glossaire.....	p. 212

Liste des figures et tableaux

FIG. 1.– Localisation des sites étudiés dans l'Arc de Castellane (Sud-Est de la France).....	p. 10
FIG. 2.– Localisation des sites étudiés dans le Sud-Est de l'Espagne.....	p. 11
FIG. 3.– Trois exemples du repérage et de l'utilisation de l'apparition d'une espèce-index d'horizon.....	p. 21
FIG. 4.– Position stratigraphique de la SHMA de <i>Subsaynella begudensis</i> (A) par rapport à la limite inférieure de la Zone à <i>Plesiospitidiscus ligatus</i> (B).....	p. 23
FIG. 5.– Répartition de quelques ammonites dans la Zone à <i>Subsaynella sayni</i>	p. 24
FIG. 6.– Répartition de quelques ammonites dans la coupe-type de la Zone à <i>Plesiospitidiscus ligatus</i>	p. 26
FIG. 7.– Répartition de quelques ammonites dans la coupe-type de la Zone à <i>Balearites balearis</i>	p. 27
FIG. 8.– Biozonation de l'Hauterivien terminal : coupes-types de la Zone à <i>Spathicrioceras angulicostatum</i> et de la Zone à <i>Pseudothurmannia mortilleti</i>	p. 31
FIG. 9.– Répartition de quelques ammonites dans la coupe-type de la Zone à <i>Avramidiscus kiliani</i>	p. 35
FIG. 10.– Répartition de quelques ammonites dans la coupe-type de la Zone à <i>Kotetishvilia nicklesi</i>	p. 36
FIG. 11.– Répartition de quelques ammonites dans la coupe-type de la Zone à <i>Nicklesia pulchella</i>	p. 38
FIG. 12.– La Zone à <i>Nicklesia pulchella</i> dans la localité type de l'espèce-index.....	p. 39
FIG. 13.– Répartition de quelques ammonites dans la coupe-type de la Zone à <i>Kotetishvilia compressissima</i>	p. 42
FIG. 14.– Répartition de quelques ammonites dans la coupe-type de la Zone à <i>Coronites darsi</i>	p. 43
FIG. 15.– Répartition de quelques ammonites dans la coupe-type de la Zone à <i>Holcodiscus uhligi</i>	p. 44
FIG. 16.– Répartition de quelques ammonites dans la coupe-type de la Zone à <i>Heinzia sayni</i>	p. 45
FIG. 17.– Répartition de quelques ammonites dans la coupe type de la Zone à <i>Gerhardtia sartousiana</i> et dans la partie supérieure de la Zone à <i>Heinzia sayni</i>	p. 48
FIG. 18.– Les structures périphériques des Pulchelliinae.....	p. 70
FIG. 19.– Mesures effectuées sur <i>Nicklesia pulchella</i> (D'ORBIGNY, 1841).....	p. 73
FIG. 20.– Diagramme de dispersion E/H = f(N) de <i>Nicklesia pulchella</i> (D'ORBIGNY).....	p. 73
FIG. 21.– Diagramme de dispersion H = f(D) de <i>Nicklesia pulchella</i> (D'ORBIGNY).....	p. 73
Fig. 22.– Corrélations zonales du Barrémien inférieur entre le bassin et la plate-forme.....	p. 194
TABLEAU 1.– Répartition géographique des espèces-index zonales et sub-zonales.....	p. 14
TABLEAU 2.– Corrélations entre les biozonations proposées en France et en Espagne.....	p. 32
TABLEAU 3.– Biostratigraphie de l'Hauterivien supérieur téthysien méditerranéen.....	p. 34
TABLEAU 4.– Biostratigraphie ammonitique du Barrémien, de la Zone à <i>Avramidiscus kiliani</i> à la Zone à <i>Gerhardtia sartousiana</i>	p. 50
TABLEAU 5.– Synthèse des données sur l'évolution phylétique des PULCHELLIDAE in Vermeulen, 1980 a.....	p. 59
TABLEAU 6.– Répartition stratigraphique des Buergliceratinae VERMEULEN, 1995.....	p. 102
TABLEAU 7.– Répartition stratigraphique des principales espèces de Psilotissotinae VERMEULEN, 1995.....	p. 139
Tableau 8 : Principales caractéristiques morphologiques de <i>Gerhardtia sartousiana</i> (D'ORBIGNY, 1841) et de <i>Gerhardtia galeatoides</i> (KARSTEN, 1856).....	p. 185
TABLEAU 9.– L'évolution phylétique des PULCHELLIINAE Douvillé, 1911 emend.....	p. 192
TABLEAU 10.– L'évolution phylétique des PULCHELLIIDAE Douvillé, 1890 emend.....	p. 195